EXCITATOREN UND PAARUNGSVERHALTEN MITTELEUROPÄISCHER MALACHIIDEN (COLEOPT., MALACODERMATA)

Habilitationsschrift
zur Erlangung der Venia legendi an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg

vorgelegt von
DR. DIETER MATTHES

Springer Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1962

Dekan: Univ.-Prof. Dr. H. Volz

1. Berichterstatter: Univ.-Prof. Dr. H. J. Stammer, Erlangen

2. Berichterstatter: Univ.-Prof. Dr. W. E. Ankel, Gießen

Tag des Kolloquiums: 27. 1. 62

Tag der Probevorlesung: 10. 2. 62

Sonderdruck aus:

Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere,
Band 51, Seite 375-546.

Z. Morph. Ökol. Tiere 51, 375—546 (1962)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg

EXCITATOREN UND PAARUNGSVERHALTEN MITTELEUROPÄISCHER MALACHIIDEN (COLEOPT., MALACODERMATA)*

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Von

DIETER MATTHES

Mit 132 Textabbildungen

(Eingegangen am 27. Februar 1962)

Inhaltsübersicht

Seite

A. Einleitung 376
B. Die Excitatoren der Malachiiden 379
C. Das Material (Vorkommen, Phänologie, Ernährungsweise) 384
D. Methoden und Terminologie 395
E. Morphologischer Teil 399
I. Epidermale Drüsenelemente 399
II. Die Elytralexcitatoren 401
1. Allgemeines (Typenmannigfaltigkeit, Bau, Funktion, Prinzip der multiloculären Gustorezeptorenreizung) S. 401. — 2. Organbeschreibungen S. 410. — a) Diappendicale Elytralorgane S. 410. — *Pulicarius*-Typ S. 410. — *Marginalis*-Typ S. 420. — *Fasciatus*-Typ S. 426. — *Bipunctatus*-Typ S. 431. — b) Monoappendicale Elytralorgane S. 437. *Coccineus*-Typ S. 437. — *Marginellus*-Typ S. 443. — *Flavipes*-Typ S. 456.
III. Die Kopfgrubenexcitatoren 462
1. Allgemeines S. 462. — 2. Organbeschreibungen S. 469. — *Albicans*-Typ S. 469. — *Bipustulatus*-Typ S. 474.
IV. Weitere männliche Merkmale sexualbiologischer Bedeutung 478
1. Die „Sägemembran" am Fühler des *Anthocomus fasciatus*-Männchens S. 478. — 2. Der „Tarsalkamm" und seine Funktion S. 478.
F. Ethologischer Teil 481
I. Das Paarungsverhalten der Malachiiden mit Elytralorganen 481
1. Allgemeines S. 481. — 2. Das Verhalten der Arten S. 489. — *Axinotarsus pulicarius* S. 489. — *Anthocomus fasciatus* S. 502. — *Anthocomus coccineus* S. 505. — *Malachius marginellus* S. 508. — *Malachius elegans* S. 509. — *Axinotarsus marginalis* S. 510.
II. Das Paarungsverhalten der Kopfgruben-Malachiiden 511
1. Allgemeines S. 511. — 2. Das Verhalten der Arten S. 512. — *Troglops albicans* S. 512. — *Malachius bipustulatus* S. 517. — *Malachius aeneus* S. 524.
G. Sekretdarbietung im Paarungsgeschehen der Insekten und die Balz der Malachiiden als gustorischer Stimulationsvorgang 524
H. Das Excitatorensekret 529
J. Das Vorkommen von Excitatoren in anderen Coleopterenfamilien 530
Zusammenfassung 532
Alphabetisches Verzeichnis der im Text gebrauchten Abkürzungen 538
Literatur 538

* Habilitationsschrift.

A. Einleitung

Innerhalb der Malacodermata oder Weichkäfer, deren namengebendes Charakteristikum ihre weichen und biegsamen Elytren darstellen, repräsentieren die nur 2—10 mm großen Malachiiden eine wohlumgrenzte Familie, die in der Weltfauna durch etwa 3000 Arten vertreten ist. Nach GREINER (1937) betrug die Zahl der Gattungen 84, doch kann diese inzwischen 100 erreicht oder vielleicht gar überschritten haben. Die Verbreitungsschwerpunkte der Malachiidae liegen in der äthiopischen und orientalischen Region sowie in der Notogaea. Verhältnismäßig arm an Gattungen und Arten ist dagegen die „Neue Welt". In der Paläarktis darf das mittelmeerländisch-vorderasiatische Gebiet als malachiidenreich bezeichnet werden, während sich im europäisch-sibirischen Areal die nach Norden fortschreitende Verarmung der Malachiidenfauna bereits deutlich bemerkbar macht. So verzeichnet HORION (1953) für den mitteleuropäischen Raum nur 51 Arten, von denen höchstens 26 auf Gesamtdeutschland (ohne Österreich) entfallen.

Von allen übrigen Coleopteren unterscheiden sich die Malachiiden durch den Besitz zweier Hautblasenpaare, die zwischen Kopf und Prothorax einerseits und Metathorax und Abdomen andererseits ausgestülpt werden können und der Familie den deutschen Namen „Zipfel"- oder „Warzenkäfer" eintrugen. Bei der Untersuchung dieser merkwürdigen Anhänge (KLEMENSIEWICZ 1882, LIEGEL 1874, SCHMIDT 1941) entdeckte man ihnen eigene Drüsenzellen und eine der Retraktion dienende Muskulatur. Der schon früher vertretenen Auffassung, die plötzlich hervortretenden Blasen hielten Feinde vom Verzehr dieser Käfer ab, schließt sich SCHMIDT noch bedingt an, HEIKERTINGER (1935) versuchte die diesbezügliche Wirkungslosigkeit der Hautblasen nachzuweisen. EVERS (1960) neigt neuerdings zu der Annahme, daß die Hautblasen der Absorption von Wasserdampf aus der Luft und damit der Regulierung des Wasserhaushaltes dienen. Somit harrt die Frage nach der biologischen Bedeutung dieser für unsere Familie so kennzeichnenden Organe, die auch nicht Gegenstand meiner Untersuchungen waren, weiterhin einer endgültigen Beantwortung.

Sowohl in den systematisch orientierten Arbeiten älteren und neueren Datums, als auch in den einschlägigen Bestimmungswerken[1], fanden seit jeher auffallende, den Männchen vieler Malachiidenarten eigene Differenzierungen an Flügeldeckenspitzen, Stirn, Fühlern und Palpen Beachtung, die man unter Beigabe meist höchst unzureichender bildlicher Darstellungen zur Artkennzeichnung und mitunter zur Abgrenzung bestimmter Gattungen heranzog. Die den Männchen des überwiegenden Teils der Malachiiden-Genera zukommenden und in der mitteleuro-

[1] Hier seien als moderne Bearbeitungen PORTEVIN (1931), KASZAB (1935) und HANSEN (1957) genannt.

päischen Fauna allein vertretenen elytralen und cranialen Organbildungen schilderte bereits KIESENWETTER (1863) mit folgenden Worten:

„Außerdem sind die Männchen häufig durch die Flügeldeckenspitze ausgezeichnet, welche tief eingedrückt oder eingekniffen und mit verschiedenen häutigen, lederartigen oder hornigen, bald zipfel- oder stachel-, bald napfförmigen Fortsätzen versehen ist. Endlich zeigen Männchen mancher Arten, z. B. *Troglops albicans*, eine ausgehöhlte, mit höckerartigen Vorragungen versehene Stirn."

Eine gründlichere Untersuchung erfuhr eines dieser Flügeldecken- oder Elytralorgane, und zwar jenes von *Axinotarsus marginalis* CAST., erstmals 1892 durch HOFFBAUER. Diesem gelang es festzustellen, daß auf einem der chitinösen Fortsätze der Sammelkanal eines in der Elytre lokalisierten Drüsenkomplexes ausmündet. Damit schien es für HOFFBAUER festzustehen, daß es sich bei dieser männlichen Einrichtung um einen Duftapparat handelt, dessen Sekret als Anlockungsmittel im Geschlechtsleben dieser Käfer dient. Für seinen Coleopteren-Teil in der „Biologie der Tiere Deutschlands" übernahm v. LENGERKEN (1925—1927) die Abbildung HOFFBAUERs in einer durch Abänderung verschlechterten Form und schloß sich auch dessen Deutung als Duftorgan an. In dieser Fassung v. LENGERKENs fand nunmehr das Elytralorgan von *Axinotarsus marginalis* (auf Grund einer Fehlbestimmung HOFFBAUERs unter dem Namen *Axinotarsus pulicarius* F.) Eingang in die allgemeinere Literatur (z. B. MEIXNER 1934/35). Erst im Jahre 1948(a) erschien unter dem Titel „Over de aanhangsels aan de uiteinden der dekschilden bij het ♂ van *Axinotarsus pulicarius* F." eine kleine Arbeit, die in der Erforschung der Sexualbiologie der Malachiiden und der männlichen „Duftorgane" von grundlegender Bedeutung war. Ihr Verfasser A. EVERS berichtet von einem interessanten „Liebesspiel" gefangen gehaltener *A. pulicarius*-Pärchen, das offenbar der von EVERS nie beobachteten Kopula vorausgeht und in dessen Verlauf das Weibchen immer wieder in das ihm vom Männchen dargebotene Flügeldeckenorgan beißt. Als erster scheint übrigens LATREILLE (1829) einen solchen Vorgang gesehen zu haben, schreibt er doch, daß bei einigen Malachiidenarten das eine Geschlecht ein beilförmiges Anhängsel an jeder Elytre besitze, welches vom Geschlechtspartner ergriffen werde, um den anderen festzuhalten, wenn er flieht oder zu schnell läuft. EVERS, der sich in seiner Publikation auch mit der Gestalt der Elytralanhänge beschäftigt, vermutet, daß das Weibchen durch das Excitatorensekret angelockt wird, deshalb gierig nach dem abgeschiedenen Riech- und Geschmacksstoff leckt und damit gleichzeitig das Männchen angenehm reizt. In einer zweiten Veröffentlichung (1956) zeigt EVERS am „Liebesspiel" von *Malachius bipustulatus* L., in dessen Stirnregion der Männchen ÖHME (1951) Drüsenkomplexe nachwies, daß auch die Grubenorgane am Kopf mancher Malachiiden-Männchen dem Weibchen zum Beknabbern angeboten werden. In diesem Zusammenhang macht EVERS mit jenen

an anderen Körperstellen lokalisierten Organen bei männlichen Malachiiden bekannt, von denen er annimmt, daß ihnen eine den Elytral- und Kopfgrubenorganen entsprechende Rolle im Geschlechtsleben dieser Käfer zukommt und faßt sämtliche derartigen Bildungen unter der Bezeichnung *Excitatoren*[1] zusammen.

Bei diesem Stand der Kenntnisse entschloß ich mich, den Fragenkomplex „Excitatoren der Malachiiden" auf breiterer Basis, jedoch unter der notwendigen Beschränkung auf einheimisches Material und damit auf Elytral- und Kopfgrubenexcitatoren, in Angriff zu nehmen. Ziel der morphologisch-ethologisch orientierten Untersuchung dieses im Geschlechtsleben der Insekten einmaligen Tatbestandes war:

1. Die Excitatoren der mir zugänglichen Arten erstmals einwandfrei zeichnerisch darzustellen.

2. Eine detaillierte morphologische Bearbeitung der Excitatoren.

3. Die Klärung des Wirkungsprinzips und der sexualbiologischen Aufgabe jener Organe.

4. Das Studium des Paarungsverhaltens im natürlichen Lebensraum mit Einschluß der noch unbekannten Kopula unter Ausschöpfung der durch Fotografie und Film gegebenen Möglichkeiten.

Die Ergebnisse dieser Bemühungen enthält die vorliegende Schrift. Abgesehen von einigen orientierenden Mikrotomschnitten fand die Histologie der Excitatoren noch keine Berücksichtigung. Dies soll in einer gesonderten Bearbeitung geschehen. Mit dem Paarungsverhalten des Malachiiden *Troglops albicans* L. wurde bereits kurz bekanntgemacht (MATTHES 1959).

Zu danken habe ich für Materialsendungen und Vorkommenshinweise den Herren Dr. FREUDE (München), Konsul Dr. h. c. FREY (Tutzing), J. HARDÖRFER (Fürth), Dr. LOHSE (Hamburg) und Dr. VOGT (Darmstadt), für die Dedikation seiner Faunistik III, Monsignore Dr. h. c. HORION (Überlingen). Unermüdliche und geduldige Hilfe bei den „Außenarbeiten" danke ich meiner Frau MAJA, meiner Tochter SIBYLLE und meinem Neffen MICHAEL ERDINGER. Für die Überlassung der erforderlichen Filmapparatur bin ich Herrn Prof. Dr. NEUHAUS, dem Filmreferenten der Universität Erlangen-Nürnberg, zu großem Dank verbunden. Herzlicher Dank gilt Herrn A. EVERS, mit dem ich wahrhaft kollegialen Gedankenaustausch pflegte und ganz besonders Herrn Prof. Dr. STAMMER, der an meinen Untersuchungen lebhaft Anteil nahm und diese durch großzügige Unterstützung förderte.

[1] Trotz der Präoccupation des Begriffes „Excitatoren" für Stoffe der Erregungsübertragung (Acetylcholin) möchte ich an der Eversschen Benennung festhalten. — Nach Kenntnis der von EVERS veröffentlichten Ergebnisse (1948a) spricht WITTMER (z. B. 1957a) von den „Exsudatorganen" der Malachiiden. Unter Exsudation versteht man jedoch bei Insekten den Vorgang des Reflexblutens; die Medizin bedient sich der gleichen Bezeichnung für den Austritt von Blutplasma aus Gefäßwänden (z. B. bei entzündlichen Prozessen). Der verbreitete Gebrauch des Terminus Exsudation für die Sekretabscheidung symphiler Coleopteren (z. B. Paussiden) ist ebenfalls falsch.

B. Die Excitatoren der Malachiiden

Die Männchen solcher Gattungen und Arten, die mir in bearbeitungsfähigem Zustand vorlagen, boten jene an Elytrenspitzen und Kopf lokalisierten Excitatoren Elytralorgan und Kopfgrube, die dem überwiegenden Teil der Malachiiden-Genera zukommen und deren Gebrauch während geschlechtlicher Kontakte Evers bereits nachwies.

Eingangs ist es notwendig, auch jene im Reich der Malachiiden den Männchen eigenen Bildungen vorzustellen, die nach ihrer äußeren Gestalt eine Übereinstimmung hinsichtlich Funktionsweise und biologischer Aufgabe mit Elytral- und Kopfgrubenorganen vermuten lassen und damit ebenfalls als Excitatoren zu bezeichnen wären.

Die Grundform aller Excitatoren stellt nach Evers (1956) eine „mehr oder weniger tiefe Hautfalte" dar, „auf deren Basis, öfters auch an den Seitenrändern, sich chitinöse Fortsätze oder Haarbüschel befinden. Die Haare sind in Sensillen eingepflanzt und liegen in der Hautfalte wie in einer Kapsel eingebettet. Bereits öfters sind Drüsenorgane beschrieben worden, welche meistens als Duftorgane gedeutet worden sind. Die Drüsenkanäle münden in der Kapsel". Die von Evers als „Hautfalten" bezeichneten Vertiefungen, die nahezu allen Excitatoren in mehr oder minder ausgeprägter Form zukommen, haben — wie ich noch ausführlicher erörtern werde — die Aufgabe, die weiblichen Mundteile (Mandibeln, Maxillen) aufzunehmen und sind nicht, wie Evers (1956) noch vermutete, Sammelbecken für das Excitatorensekret. Die am Körper des Männchens (Kopf, Thorax) lokalisierten Organe weisen stets bilateralsymmetrischen Bau auf, während jene den Körperanhängen angehörenden Excitatoren sich aus spiegelbildlichen Halborganen zusammensetzen. Durch die natürliche Ruhelage der Flügeldecken bedingt, ergänzen sich beim Elytralorgan die beiden Hälften a priori zum symmetrischen Gesamtkomplex, während die an Fühlern und Tibien befindlichen Organe nur durch aktives Zusammenlegen der entsprechenden Extremitäten zu einer Einheit werden. Tatsächlich wurde derartiges an *Collops vittatus* Say durch McAtee (1916) beobachtet. Das Männchen dieses Malachiiden legt seine Fühler eng aneinander, worauf das Weibchen mit seinen Mandibeln in die Antennalexcitatoren beißt. Durch diesen Bericht — übrigens nach Latreille der zweite über sexuelle Handlungen bei Malachiiden — ist zugleich die Excitatorennatur derartiger antennaler Organe bewiesen. Den entsprechenden Gebrauch tibialer Excitatoren vermag man sich jedoch nur schwer vorzustellen.

Entsprechend der Lokalisation der Excitatoren unterscheidet Evers sieben verschiedene Typen, die er durch offenbar zum Teil der Literatur entnommene Skizzen (z. B. *Collops blandus* nach Champion 1914) veranschaulicht (Abb. 1):

1. Elytraltypus (an den Elytrenspitzen).
2. Frontaltypus (an der Stirn).
3. Antennaltypus (an einem oder mehreren der ersten Fühlerglieder).
4. Tibialtypus (an den Mitteltibien).
5. Palpaltypus (an den Palpen — EVERS meint die Maxillarpalpen).
6. Thorakaltypus (am Thorax).
7. Metasternaltypus (am Metasternum).

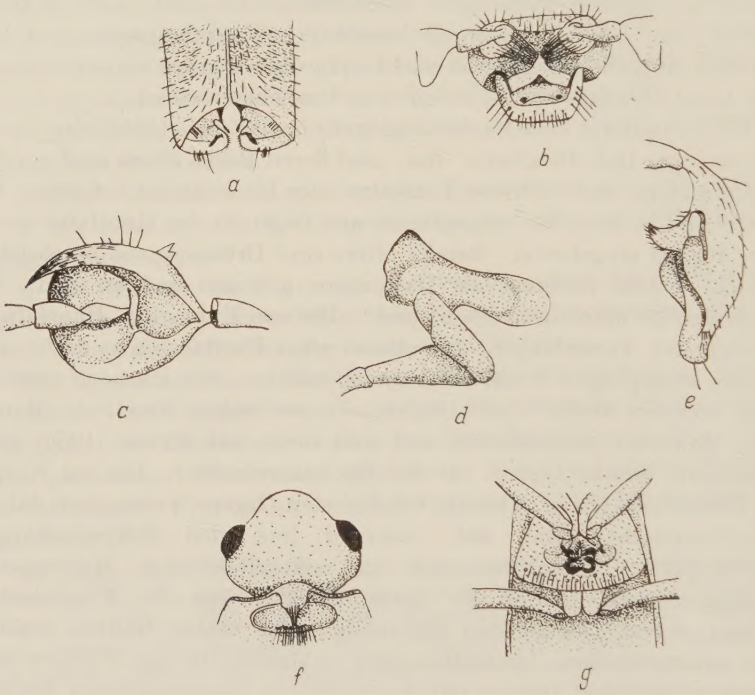


Abb. 1. Die sieben Typen der Excitatoren nach EVERS (1956). *a* Elytraltypus; *b* Frontaltypus; *c* Antennaltypus; *d* Palpaltypus; *e* Tibialtypus; *f* Thoracaltypus; *g* Metasternaltypus

Da wir den Begriff „Typ" zur Klassifizierung der Excitatoren innerhalb der Eversschen Gruppen benötigen, werden künftig Benennungen gewählt, die dem bereits hier gebrauchten Terminus „Elytralorgan" bzw. „Elytralexcitator" entsprechen (z. B. Antennalorgan, -excitator).

Nachstehend soll eine revidierte Übersicht der verschiedenen Lokalisationsgruppen der Excitatoren und ihrer Verteilung auf die Malachiidengattungen der Welt gegeben werden. Da ich mich diesbezüglich auf die Arbeiten WITTMERS und EVERS' und die Durchsicht der Malachiiden der Bayerischen Staatssammlung in München sowie der Sammlung FIEDLERS stütze, kann hierbei kein Anspruch auf Vollständigkeit

erhoben werden, eine Forderung, die auch keineswegs im Rahmen meiner Bearbeitung läge. Wir wollen dabei die am Körper ausgebildeten einheitlichen Organe als „einfache Excitatoren" von jenen auf Anhängen des Käfers lokalisierten „zusammengesetzten Excitatoren" unterscheiden.

Zusammengesetzte Excitatoren. 1. Elytralorgane. Sie treten in folgenden Gattungen bzw. Untergattungen auf:

Paracarphurus Wittm.
Tropiebaeus Wittm.
Hypebaeus Kiesw.
Charopus Er.
Ebaeus Er.
Katunia Evers
Attalus (Nepachys) Thoms.
Attalus (Ebaeomorphus Ab.d.P.).
Axinotarsus Motsch.
Malachius F.
Cerapheles Muls.
Anthocomus Er.

2. Antennalorgane. Es handelt sich hier vorwiegend, so z. B. in den Gattungen *Laius* und *Dicranolaius*, um gruben- und dornartige Differenzierungen des 3. oder 1. und 3. Fühlergliedes. Während im Genus *Malachius* die mit Kopfgruben ausgerüsteten Männchen zusätzliche Umbildungen verschiedener basaler Antennenglieder zeigen (s. S. 468), die nicht als Excitatoren zu deuten sind, besitzen einige sonst organlose *Malachius*-Arten besonders differenzierte Fühlerglieder, so z. B. bei *M. heteromorphus* Ab. d. P. das 1. und 2., denen vielleicht Excitatorencharakter zukommt. Auch in den Gattungen *Collops* Er. (wie schon für *C. vittatus* berichtet!) und *Myrmecophasma* Bourg. (*M. fukienensis* Evers) treten Antennalorgane auf.

3. Palpalorgane. Diese vermutlichen Excitatoren stellen Umbildungen der letzten beiden Maxillarpalpenglieder dar. Diese sind „überdimensional entwickelt, bizarr geformt und meist mit bürstentragenden Anhängen versehen" (Evers 1950). Palpalorgane besitzen die Männchen der im tropischen und südlichen Afrika heimischen Gattungen *Sphinginopalpus* Pic und *Olisterarthrus* Champ., sowie einige Arten des Genus *Colotes* Er.

4. Mesopodiale Tibialorgane. Evers bezieht seinen „Tibialtypus" auf die in der Gattung *Apalochrus* Er. an den Mittelbeintibien auftretenden Excitatoren. Diese tibialen Organe sind, wie ich bei *Apalochrus* selbst sehen konnte, durch die starke Verbreiterung der längs ausgehöhlten Schienen außerordentlich auffallende Bildungen, durch die sich die Männchen auf den ersten Blick von den weiblichen Tieren unterscheiden lassen.

5. Metapodiale Tibialorgane. Wittmer (1955a) beschrieb einen *Carphurus* Er. (*C. tibiellus* Wittm.) aus Neu-Guinea, der nach Text und Abbildung tibiale Excitatoren an den Hinterbeinen aufweist (Abb. 2).

Einfache Excitatoren. 1. Kopfgrubenorgane (EVERS: „Frontaltypus"). In den Gattungen (Untergattungen):

Helcogaster BOH.	*Malachius* F.
Embrocerus PEYR	*Illops* ER.
Cephaloncus WESTW.	*Hedybius* ER.
Chalicorus ER.	*Philhedonus* GORGH.
Troglops ER.	*Colotes (Colotes)* ER.
Dinometopus GORH.	*Troglolaius* WITTM.
Matopius CHAMP.	*Brachemys* AB.D.P.

Im Genus *Collops* offenbar nur für *C. obscuricornis* MOTSCH. nachgewiesen.

2. Pronotalorgane. Den Kopfgruben sehr ähnliche Vertiefungen des Halsschildes. Der „Thorakaltypus" der Eversschen Klassifizierung. Das eindrucksvollste Organ dieser Lokalisationsgruppe beschrieb und zeichnete WITTMER (1957a) für *Thoraxocarphurus rhytideres* (LEA) (Abb. 3). Dieser Malachiide wurde bisher zum

Abb. 2. *Carphurus tibiellus* WITTM., ♂. Hintertibie. Nach WITTMER (1955a)

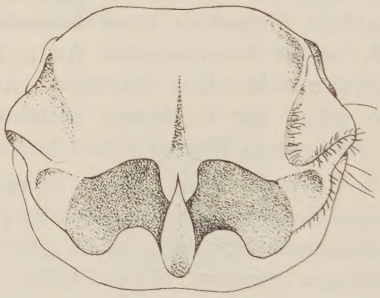


Abb. 3. *Thoraxocarphurus rhytideres* (LEA), ♂. Pronotalorgan. Nach WITTMER (1957a)

Genus *Carphurus* gestellt, da er sich jedoch von den übrigen *Carphurus*-Arten durch den Besitz dieses Excitators auszeichnet, gründete WITTMER für diese Species eine neue Gattung. Auch an *Hedybius (Hedybiinus) kabetensis* CHAMP. wurde von EVERS (s. Abb. 1) ein Pronotalorgan erkannt.

3. Metasternalorgan. Nach EVERS am Metasternum von *Paratinus sjöstedti* BOURG. (s. Abb. 1).

4. Abdominalorgane. Die Männchen dreier von WITTMER (1955b) neu beschriebener *Lobatomixis*-Arten zeigen sehr eigenartige Umgestaltungen ihres Abdomenendes, so daß ich geneigt bin, hier das Vorhandensein eines abdominalen Excitators zu vermuten.

Für *L. apicetestaceus* (Abb. 4) schreibt der Autor:

„Letztes Sternit etwas länger als an der Basis breit, gegen die Spitze stark verschmälert, Spitze dreizackig. Neben dem letzten Sternit ragt jederseits ein langer, dünner Pfriem hervor, der fast bis zur Spitze des letzten Sternits ragt."

Bei *L. niger* (Abb. 5) heißt es:

„Letztes Sternit fast doppelt so breit wie lang, der Länge nach breit und tief eingedrückt, Spitze mit drei Ausbuchtungen versehen, vier Lappen bildend, zwei seitliche, kleinere und schmälere und zwei längere, breitere, mittlere, apikale Hälfte mit vereinzelten, ziemlich groben Haarpunkten besetzt. Letztes Tergit ziemlich langgezogen, Spitze in zwei ziemlich lange, schmale, nach unten gebogene Dorne ausgezogen."

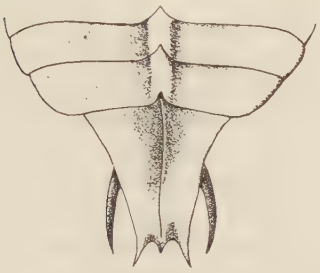


Abb. 4

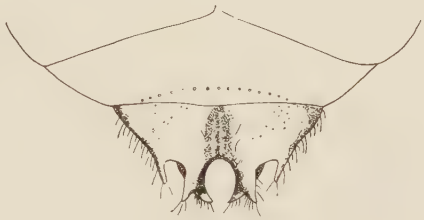


Abb. 5

Abb. 4. *Lobatomixis apicetestaceus* Wittm., ♂. Abdomenspitze. Nach Wittmer (1955b).
Abb. 5. *Lobatomixis niger* Wittm., ♂. Abdomenspitze. Nach Wittmer (1955b)

Sämtliche Organe sind, wie auch mein einheimisches Material dartun wird, artspezifisch und, wie unsere Übersicht zeigt, im Gattungsverband in der Regel von einheitlicher Lokalisation. Jene Fälle, wo innerhalb eines bisher excitatorenlosen Genus eine organtragende Art festgestellt wird, können, wie das Beispiel *Thoraxocarphurus rhytideres* zeigt, zu taxonomischen Konsequenzen führen. So wird man sich später wohl auch entschließen müssen, die Subgenera *Ebaeomorphus* und *Nepachys*, deren Männchen mit Elytralorganen versehen sind, aus der Gattung *Attalus* zu eliminieren. Wir kennen jedoch auch eine — soweit ich dies zu beurteilen in der Lage bin — im Sinne des heutigen Malachiiden-Systems wohlumschriebene Einheit, nämlich das Genus *Malachius*, das neben der Excitatoren entbehrender Arten solche mit Kopfgrube, Elytralorgan oder Antennalorgan umfaßt und damit den „Trend" zur Organbildung (Stammer 1959) in verschiedener Weise realisiert. Es sind jedoch auch Arten bekannt, deren Männchen zweierlei verschiedene, wenn auch nicht heteropolar lokalisierte Excitatoren aufweisen und deren Balzverhalten zu studieren sicher hochinteressant wäre. Als Beispiele für Arten mit Doppelorganen nennt Evers (1956) *Hedybius kabatensis* Champ. (Kopfgrubenorgan | Pronotalorgan) und *Malachius gigas* Evers (Kopfgrubenorgan + Antennalorgan). Ich hatte in München Gelegenheit die Type von *M. gigas* zu sehen und gewann dabei allerdings

den Eindruck, daß die Excitatorennatur der Umbildungen des 1.—3. Fühlergliedes dieser Art sehr fraglich ist.

Sollte es dereinst einer Forschergruppe möglich sein, uns eine eingehende Kenntnis der Excitatoren und womöglich der Sexualethologie zumindest der wichtigsten Malachiiden-Gattungen der Welt — nach dem „Muster" des hier gegebenen bescheidenen Beginns — zu vermitteln, dann wäre ein solch umfangreiches Material zweifellos für den um ein phylogenetisches System innerhalb der Malachiidae bemühten Taxonomen von unschätzbarem Wert.

C. Das Material

(Vorkommen, Phänologie, Ernährungsweise)

Folgende Malachiiden finden in der vorliegenden Arbeit Berücksichtigung:

Troglops albicans L.,
Charopus flavipes PAYK.,
Axinotarsus marginalis CAST.,
Axinotarsus pulicarius F.,
Malachius spinipennis GERM.,
(Malachius viridis F.*)*,
Malachius bipustulatus L.,
Malachius aeneus L.,
Malachius marginellus OL.,
Malachius elegans OL.,
Anthocomus (Paremballus) fasciatus L.,
Anthocomus (Neotrotus) bipunctatus HARR.
Anthocomus (Anthocomus) coccineus SCHALL.

Meine Fang- und Beobachtungsplätze lagen in der näheren und weiteren Umgebung der Städte Erlangen und Fürth. Trockenes Sammlungsmaterial schied für ein gründliches Studium der Excitatoren aus (s. S. 395). Nur auf Alkoholmaterial aus den Vorräten Prof. STAMMERS mußte ich mich bei *Malachius elegans* und *M. spinipennis* beschränken. Einen Vertreter des wegen des besonderen Typs ihres Elytralorgans interessanten Gattung *Ebaeus* in die Untersuchungen einzubeziehen, wäre sehr wünschenswert gewesen. KITTEL (1880) nennt in seinem Verzeichnis der Käfer Bayerns für *Ebaeus thoracicus* FOURCR. ausdrücklich Erlangen als Fundort und in einer noch von ROSENHAUER stammenden Sammlung Erlanger Käfer finden sich *E. thoracicus* und *E. coerulescens* ER. Alle meine Mühen, *Ebaeus* zu erbeuten, waren jedoch vergeblich. Auch eine mit A. EVERS im Jahre 1959 durchgeführte Exkursion verlief negativ. Das Auftreten der Malachiiden beschränkt sich auf die Zeit von etwa Mitte Mai bis Ende Juli. Auf diese, für den Bearbeiter sehr arbeitsreiche „Saison", verteilt sich die kurze, meist nur 3—5 Wochen währende postmetabole Periode der einzelnen Arten. Allein der erst im Herbst erscheinende *Anthocomus coccineus* macht hiervon eine Ausnahme.

Durch den Einfluß abiotischer (klimatischer) Faktoren bedingt, ist der Beginn der Imaginalperiode von Jahr zu Jahr gewissen Schwankungen unterworfen. So traten die ersten Exemplare des den Reigen der Malachiiden eröffnenden *Malachius bipustulatus* im Jahre 1957 am 10. 5., 1958 erst am 20. 5. und im Jahre 1959, das schon sehr früh warme Tage brachte, bereits am 4. 5. auf. Wenn einmal die ersten Tiere einer Population geschlüpft sind, steigt die Individuenzahl rasch an. Mitunter schlüpfen einzelne Tiere viel zu früh, während ein besonders langlebiges oder sehr spät geschlüpftes ♀ eine sehr lange Auftretenszeit der betreffenden Art vortäuschen kann. Nur so sind die von Rapp (1933) mitgeteilten August- und Septemberfunde für *Charopus flavipes*, *Malachius aeneus* und *Anthocomus bipunctatus* zu deuten. Letzterer wurde vom gleichen Autor sowie durch Borchert (1951) und Singer (1955) bereits für März gemeldet und ich selbst fand am 15. 3. 61 ein *Anthocomus bipunctatus*-♂ im Fenster meiner Wohnung. Auch ein von mir am 5. 6. 59 gefangenes *Axinotarsus pulicarius*-♂ und ein vom 17. 5. 57 stammendes *Malachius marginellus*-♀ waren vorzeitige Einzelgänger. Die Notierungen phänologischer Daten (Tabelle 1—3) blieben, waren sie doch nicht Ziel meiner Untersuchungen, notgedrungen lückenhaft, vor allem hinsichtlich des Erlöschens der einzelnen Species, dem ich, mit der für mich wichtigen sexuellen Phase neu erschienener Malachiiden beschäftigt, oft keine Aufmerksamkeit mehr schenken konnte. Die ♂♂ sind gegenüber den ♀♀ meist in der Minderzahl und da sie auch kurzlebiger sind, findet man gegen Ende des Auftretens einer Art nur noch ♀♀.

Wie die Tabellen zeigen, ergibt sich für die Erscheinungsfolge einiger wichtiger Arten die Reihe:

Malachius bipustulatus — Anthocomus fasciatus — Malachius aeneus — Troglops albicans — Axinotarsus marginalis — Axinotarsus pulicarius.

Sieht man vom Herbstnachzügler *Anthocomus coccineus* ab, dann ist die Malachiiden-Saison bei uns mit *A. pulicarius* beendet. Im Rahmen der nachfolgenden Notizen über das Vorkommen der einzelnen Arten werden auch deren phänologische Daten entsprechend den Tabellen genannt. Für das Auftreten eines Malachiiden an einem bestimmten Habitat sind neben dem Vorhandensein gewisser Fraßpflanzen, die für Eiablage und Larvalperiode erforderlichen Bedingungen ausschlaggebend. Leider aber sind die sich auf die Larvalbiologie unserer Käfer beziehenden Kenntnisse noch recht lückenhaft. Nur über die Biologie der Larven von *M. bipustulatus* und *A. pulicarius* sind wir durch Heeger (1857), Urban (1914), Schmidt (1945—1948) und Evers (1960; *A. pulicar.*) leidlich unterrichtet.

Tabelle 1

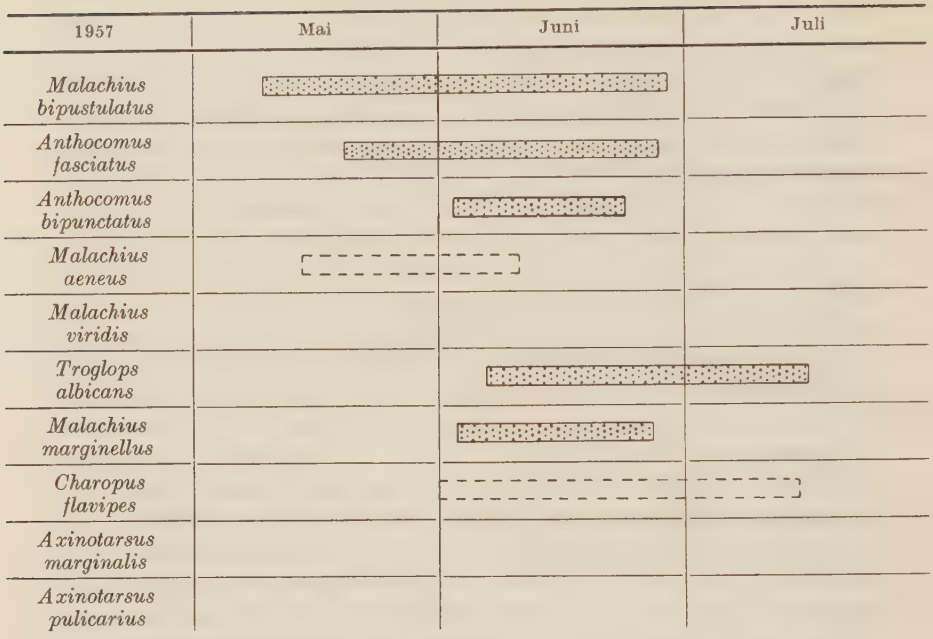


Tabelle 2

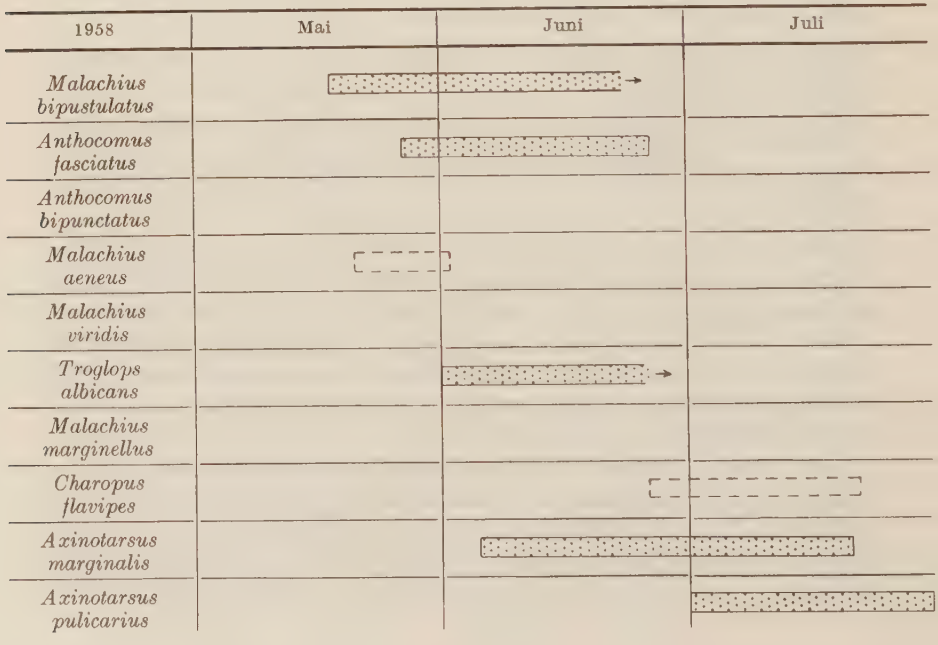
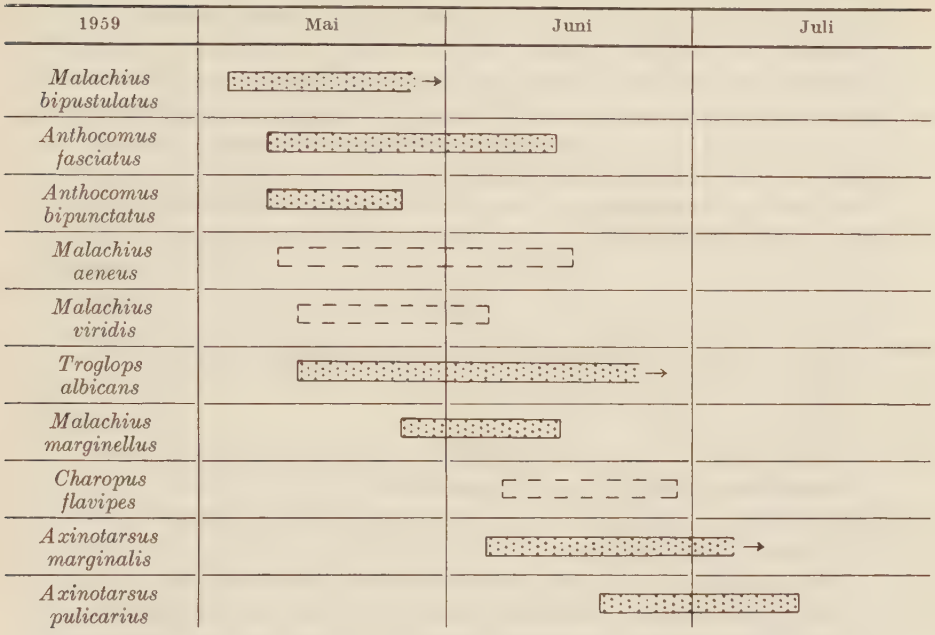


Tabelle 3



Troglops albicans (s. auch Matthes 1959). Größe: 3 mm.

Verbreitung[1]: Südeuropa und südliches Mitteleuropa, Syrien. Nach Horion (1953) in Süd- und Mitteldeutschland vorkommend, „besonders im Osten stellenweise nicht selten".

In Kittels Verzeichnis werden als Fundgegenden für *T. albicans* Nürnberg und Erlangen genannt. Auch in der Sammlung Erlanger Käfer ist *Troglops albicans* vertreten. Nach Gesprächen und Korrespondenz mit erfahrenen Sammlern erhält man den Eindruck, daß es sich bei *T. albicans* um einen ziemlich seltenen Malachiiden handelt. Auch ist mir selbst während meiner vielen Exkursionen — von unserem geradezu einmaligen Bräuningshofer *Troglops*-Fundplatz abgesehen — dieser Käfer nie ins Netz gegangen. Abeille de Perrin (1894) behauptet, daß diese Art nicht in größeren Populationen auftrete. In den ersten Nachkriegsjahren entdeckte Prof. Stammer im Dorfe Bräuningshof bei Erlangen jedoch ein äußerst individuenreiches *Troglops*-Vorkommen. Beim Einsetzen meiner Untersuchungen im Jahre 1957 hatte die Populationsstärke schon merklich abgenommen, und sie scheint weiter im Sinken begriffen zu sein. Die kleinen, lebhaften Käfer führen jedoch auch jetzt noch in genügender Anzahl auf den Blättern eines verwilderten Obstbaumbestandes (Apfel-, Birn- und Pflaumenbäume) in einem von zwei Scheunen gebildeten, nach Süden und Westen offenen Eck jedes

[1] Sämtliche Verbreitungsangaben nach Greiner (1937) und Horion (1953).

Jahr ihr Dasein. Vereinzelte Tiere kann man auch an Wänden und Tor der Scheunen antreffen. Da es sich bei *T. albicans* keineswegs um einen ausgesprochenen Pollenfresser handelt, besteht auch keinerlei Bindung an eine Fraßpflanze. Im Darminhalt überwogen Chitinreste. Pilzhyphen und Konidien einer *Fusarium*-Art gegenüber nur vereinzelten Pollen. Das reiche Vorkommen in Bräuningshof muß in besonders günstigen Gegebenheiten für Eiablage und Larvalentwicklung seine Ursache haben. Es gelang mir jedoch nie, die Eiablage der Weibchen zu beobachten. Mit Ausnahme des Fundes einer kleinen Larve in einer Mauerritze der Scheune (Mitte März 1959), die allerdings auch dem am gleichen Ort in einer starken Population auftretenden *Anthocomus fasciatus* angehören könnte, blieb auch die Suche nach den Entwicklungsstadien (einmal gemeinsam mit A. EVERS) ohne Erfolg. Auftretenszeiten:

1957: 5. 6.—9. 7.

1958: 31. 5.—?

1959: 13. 5.—? (letzte Beobachtung 23. 6.).

Charopus flavipes. Größe: 2,5 mm.

Verbreitung: Europa mit Ausnahme des westlichen Teils, Finnland bis Siebenbürgen.

HORION (1953): „In ganz Deutschland; im Süden und Mitte im allgemeinen nicht selten, stellenweise häufig, auch im Westen (Rheingebiet, wo die Westgrenze der Verbreitung liegt) im allgemeinen nicht selten ... In der norddeutschen Ebene aus allen Gebieten gemeldet, aber meist nur stellenweise und selten." Nach EVERS (1945—1948) vorzugsweise auf *Poa nemoralis* L. an beschatteten Orten in lichten Laubwäldern. Auch an Waldrändern, auf feuchten Wiesen und im Ufergelände (HORION 1953).

Ich habe *Charopus flavipes* immer nur bei Kescherfängen erbeutet, so daß ich über seine Fraßpflanze keine Angaben zu machen vermag. Dieser kleine Malachiide trat an den Fundplätzen leider nie in größerer Individuenzahl auf. Meine Einzelfunde lagen in folgenden Zeiten:

1957: 31. 5.—8. 7.

1958: 26. 6.—18. 7.

1959: 7. 6.—28. 6.

Axinotarsus marginalis. Größe: 2,5—3 mm.

Verbreitung: Süd- und Mitteleuropa, Kaukasus.

Nach HORION (1953) besonders in Süd- und Mitteldeutschland mit Ausnahme der höheren Gebirge nicht selten, aber meist seltener als *A. pulicarius*. In Norddeutschland nur sehr sporadisch und selten, im Westen anscheinend häufiger als im Osten. EVERS (1945—1948) bezeichnet *A. marginalis* als *fast* so häufig wie *A. pulicarius*.

Im fränkischen Gebiet erwies sich jedoch *A. marginalis* als die weitaus häufigere *Axinotarsus*-Art. Die Tiere fanden sich vorwiegend

auf *Poa*-Arten, dem Knäuelgras (*Dactylis glomerata* L.) und zuweilen auch gemeinsam mit *A. pulicarius* am Weidelgras *Lolium perenne* L. (Evers 1945–1948, 1960: zusammen mit *A. pulicarius* auf *Holcus lanatus* L., *Dactylis glomerata* L. und *Avena elatior* L.). Im Darmkanal waren Pollen, Antherengewebe, Insektenreste und Pilzkonidien nachweisbar. Bevorzugt werden nach meinen Beobachtungen beschattete Grasplätze unter aufgelockerten Baumbeständen (Parks!). Im Gegensatz zu *A. pulicarius* ist *A. marginalis* ausgesprochen ombrophil.

Auftretenszeiten:
1958: 4. 6.—17. 7.
1959: 5. 6.—? (letzte Beobachtung 4. 7.).

Axinotarsus pulicarius. Größe: 3—3,5 mm.

Verbreitung: Süd- und Mitteleuropa, südliches Nordeuropa, Algier, Kaukasus.

Nach Horion (1953) in ganz Deutschland mit Ausnahme der höheren Gebirge. Auch in der norddeutschen Ebene verbreitet und nirgendwo selten. Evers (1945—1948 und 1960) bezeichnet neben Knäuelgras (*Dactylis glomerata* L.) und Glatthafer (*Avena elatior* L. = *Arrhenaterum elatius* M. et K.) in erster Linie das wollige Honiggras (*Holcus lanatus* L.) als Fraßpflanze dieses in praller Sonne leicht zu keschernden Malachiiden. Ich fand jedoch diesen Käfer fast ausschließlich am Deutschen Weidelgras (*Lolium perenne* L.), wobei sich besonnte Bestände an hölzernen Gartenzäunen als besonders ergiebige Fundplätze erwiesen. Nach Evers (1960) werden Knäuelgras und Glatthafer vor der *Holcus*-blüte besucht, während in meinem Exkursionsgebiet *Lolium* während der Gesamtauftretenszeit von *A. pulicarius* diesem als Hauptfraßpflanze (einige Exemplare fanden sich nicht selten auch an *Poa*-Arten) diente.

Gefangen gehaltene Tiere fütterte Evers (1960) mit toten Insekten (*Musca*, Blattläuse). Er betont, daß lebende Beute jedoch nicht angenommen wird. Nur einmal konnte er beobachten, wie das Weibchen eines in der Petrischale gehaltenen Pärchens das sterbende oder in Katalepsie befindliche ♂ verspeiste. In Gefangenschaft ist Kannibalismus nach meinen Erfahrungen eine bei Malachiiden allgemein verbreitete Erscheinung. Aus der von ihm konstatierten Vorliebe für tierische Nahrung schließt Evers, daß *A. pulicarius* im Freien ebenfalls tierisches Futter zu sich nimmt. Es gelang ihm aber seither nicht, diesen Malachiiden an einem toten Insekt fressend vorzufinden. „Da die Käfer", schreibt Evers, „kaum lebendige Insekten fressen, kommen sie als Feinde von Blattläusen oder eventueller anderer Schädlinge kaum in Frage. Man kann sie somit nicht nützlich nennen. Im Gegenteil bin ich der Meinung, daß die Käfer, wenn sie massenhaft auftreten, an Gräsern und vielleicht auch an Getreide schädlich werden können."

Meine Darmuntersuchungen[1] förderten neben dem Blütenstaub der Gräser stets Chitinreste zutage. Am 23. 6. 59 gelang es mir, ein *A. pulicarius*-♂ beim Verzehren eines *Charopus flavipes*-♂ zu überraschen. Obwohl Kopf und Prothorax des Beutetieres bereits fehlten, zeigte der Käfer noch Beinbewegungen. Ich mußte daher annehmen, daß der kleinere Malachiide in räuberischer Weise überfallen wurde. Diese Vermutung fand 14 Tage später eine „grausame" Bestätigung. Ich war Zeuge einer frontalen Begegnung eines *A. pulicarius*-♂ mit einem ♀, bei der es weder zur Balz, noch zu einem einfachen Auseinanderweichen der Partner, sondern zum blitzartigen Überfall seitens des ♂ kam. Nach kurzem Kampf hatte dieses seine Artgenossin mit den Beinen fest umklammert und zwar so, daß sich die Tiere die Bauchseiten Kopf an Kopf zukehrten. Das ♂ begann dann gemächlich am Prothorax des ♀ zu fressen. Nach kurzer Zeit waren Kopf und Vorderbrust verschwunden. Ob diese Teile des ♀ verspeist oder nur abgenagt waren, konnte ich nicht feststellen. Es ist interessant, daß in beiden Fällen das ♂ den Freßakt an den gleichen Körperteilen seines Beutetieres begann. Auch bei kannibalistischen Vorgängen im Fangglas wurde stets das ♀ Opfer des ♂.

Am Biotop die Eiablage zu beobachten gelang weder mir noch EVERS, dessen im Zuchtglas gehaltenen ♀♀ ihre Eier, aus denen ihm die Zucht der Larven gelang, in die Fruchtkapseln dargebotener *Holcus*ähren legten. Dieses Verhalten sagt jedoch nichts über das Vorgehen der ♀♀ unter natürlichen Bedingungen. So erlebte ich im Laboratorium bei der Prüfung von Malachiiden auf etwaige Canthariphilie, wie ein *A. pulicarius*-♀ zwischen die Mundwerkzeuge eines toten *Meloe* (Alkoholmaterial) ein Ei legte. Auch an einem mit der Präpariernadel in einen Kork gebohrten Loch unternahm es, allerdings vergeblich, Legeversuche. Aus all dem kann zumindest geschlossen werden, daß *A. pulicarius* — wie wohl alle Malachiiden — spaltartige Räume zur Eiablage bevorzugt.

Auftretenszeiten:

1944 (EVERS 1960): 25. 6.—11. 8. (♂♂: 25. 6.—25. 7.; ♀♀: 26. 6. bis 11. 8.).

1958: Genau über den ganzen Juli.

1959: 20. 6.—11. 7.

Malachius bipustulatus. Größe: 5,5—6 mm.

Verbreitung: Europa, Asien, Japan. In ganz Deutschland und Österreich häufig und sehr häufig (HORION 1953).

Auch in meinem Exkursionsgebiet ist *M. bipustulatus* der verbreitetste Malachiide. EVERS (1945—1948) bezeichnet ihn auch für den Niederrhein als „die am meisten vorkommende Art". Die Tiere finden sich auf Waldwiesen, Wiesen die an Waldrändern angrenzen oder auf Gras-

[1] Systematische Darmuntersuchungen an Malachiiden werden an unserem Institut zur Zeit durchgeführt. Über die gewonnenen Ergebnisse wird an anderer Stelle berichtet werden.

plätzen, in deren unmittelbarer Nähe Baumbestände oder Gebüsch vorhanden sind. Eine gewisse Feuchtigkeit des Biotops scheint wichtig zu sein. Schon Schmidt (1945—1948) betont, allerdings zu sehr verallgemeinernd, daß die Malachiiden vorzugsweise auf Wiesen leben, die von Wald oder niederem Buschwerk umgeben sind. Auf freiliegenden Wiesen traf er die Käfer nie an, was er damit in Zusammenhang bringt, „daß die Larven der Malachiiden an Bäumen in Ritzen und unter der Baumrinde oder in hohlen Stengeln der Sträucher leben und auch hier zur Verpuppung schreiten". Ich selbst fand im Frühjahr 1959 eine *Malachius*-Larve am *Troglops*-Fundplatz in Bräuningshof (auf der angrenzenden Wiese kommen *M. marginellus* und *M. bipustulatus* vor) in einem alten, trockenen Brennesselstengel. Nach Schmidt sucht die *M. bipustulatus*-Larve zur Verpuppung vorwiegend hohle, verholzte und faserige Pflanzenstengel auf. Flach (nach Horion; briefliche Mitteilung) fand die Puppen in morschem Heckenholz.

M. bipustulatus ernährt sich vorwiegend von Blütenstaub. Man sieht die Tiere an Antheren fressend, und auch ihr Darm ist, wie schon Schmidt (1945—1948) feststellte, mit Pollen angefüllt. Evers (1945 bis 1948) schreibt „diese Art liebt über alles den Pollen vom Knäuelgras (*Dactylis glomerata* L.)", Schmidt nennt als bevorzugte Grasarten ebenfalls *Dactylis glomerata* und Wiesenfuchsschwanz (*Alopecurus pratensis* L.). Urban (1914) schließlich, sah ein Weibchen an einer Ähre des Glatthafers (*Avena elatior* L.) nagen. Nach meinen Beobachtungen stellen *Alopecurus pratensis* und *Dactylis glomerata* die Hauptfraßpflanzen dieses Malachiiden dar; finden sich *Carex*-Arten in der Nähe eines *M. bipustulatus*-Vorkommens, wird auch deren Pollen nicht verschmäht, vor allem dann, wenn früh geschlüpfte Individuen noch keinen blühenden Wiesenfuchsschwanz vorfinden. Auch auf den Blüten des scharfen Hahnenfußes trifft man hin und wieder Exemplare an. Schmidt konnte die Eiablage der ♀♀ an den Ähren des Knäuelgrases beobachten.

♂♂ finden sich gleich zu Beginn des Auftretens, sie bleiben jedoch bis zu ihrem Verschwinden immer in der Minderzahl. Ungefähr während der letzten 8—14 Tage der Imaginalzeit leben nur noch ♀♀.

Auftretenszeiten:

1957: 10. 5.—28. 6.

1958: 20. 5.— ? (letzte Beobachtung 20. 6.).

1959: 4. 5.— ? (letzte Beobachtung 28. 5.).

Malachius aeneus. Größe: 6—7 mm.

Verbreitung: Europa, Kaukasus, Kleinasien, Persien, Sibirien, Kanada (!), New York (!).

Horion (1953): In Deutschland „aus dem ganzen Gebiet gemeldet, sowohl aus der Ebene als aus dem Gebirge; aber die Verbreitung ist sehr ungleich; im Osten (rechts der Elbe) war die Art im allgemeinen

häufig und sehr häufig, aber in vielen Gebieten seit Jahrzehnten nur mehr selten und vereinzelt beobachtet, stellenweise anscheinend ganz verschwunden; nach Westen, besonders im Rheingebiet, war die Art immer nur als stellenweise und nicht häufig oder als selten gemeldet, nur in Wärmegebieten und nach Süden stellenweise häufiger". Aus Österreich „im allgemeinen als häufig oder nicht selten gemeldet". EVERS (1945—1948) bezeichnet *M. aeneus* für den Niederrhein als sehr selten. Er fand ein ♀ bei Krefeld. BORCHERT (1951) berichtet, daß dieser Malachiide im Magdeburger Raum früher häufig war, seit Jahrzehnten aber kein Stück mehr gefangen wurde.

In unserem Gebiet erbeutete ich *M. aeneus* in vereinzelten Exemplaren immer wieder an den *M. bipustulatus*-Fundstellen. Er besucht auch die gleichen Gräser wie sein Gattungsgenosse. Nach einer sehr alten und wenig Vertrauen erweckenden Notiz TASCHENBERGS (1867), soll *M. aeneus* den Larven des Rapsglanzkäfers nachstellen. Ein Massenauftreten dieses Malachiiden auf blühendem Weizen erwähnt TULLGREN (1917) aus Schweden. Erst im Jahre 1959 gelang es mir, eine verhältnismäßig individuenreiche Population auf einem ziemlich begrenzten Abschnitt des schmalen Ausläufers einer waldnahen Wiese zu entdecken. Interessanterweise war hier auch *M. bipustulatus* nur gering vertreten. Die *M. aeneus*-♀♀ übertrafen die Zahl der ♂♂ um mehr als das Doppelte. Ich konnte sogar eine Anfangsphase der Balz dieses Käfers beobachten, mußte jedoch leider diese Studien angesichts der Angriffslust des Wiesenbesitzers abbrechen. Auch im Jahre 1960 fand sich *M. aeneus* an der gleichen Stelle.

Meine Funde verteilten sich über folgende Zeiten:

1957: 17. 5.—9. 6.

1958: 22. 5.—1. 6.

1959: 11. 5.—17. 6.

Malachius marginellus. Größe: 5—6,5 mm.

Verbreitung: Europa, Nordafrika, Kleinasien, Altai.

Über das Vorkommen in Deutschland schreibt HORION (1953): „Im ganzen Gebiet, besonders im Westen und Süden, meist als häufig angegeben, aber nach Norden und Osten immer seltener, schon aus Thüringen verhältnismäßig wenige Funde, aber bis Pommern-Preußen und Mark Brandenburg gemeldet." In Österreich überall häufig und sehr häufig. EVERS (1945—1948): „Diese Art, die zum Süden hin, sowie in gebirgigen Gegenden allmählich an die Stelle von *M. bipustulatus* zu treten scheint, kommt hier (Rheinland) nur noch selten vor." KITTEL (1880) nennt in seinem Verzeichnis Erlangen als Fundort.

Sieht man von zwei unbedeutenden Einzelfängen ab, war im Gebiet um Erlangen eine dem *Troglops*-Fundplatz benachbarte Wiese die einzige Vorkommensstätte für *M. marginellus*. Hier trat dieser besonders

hübsche Malachiide an Wiesenfuchsschwanz, Knäuelgras und *Poa*-Arten in zwar geringer, aber so ausreichender Individuenzahl auf, daß auch sein Paarungsverhalten beobachtet werden konnte. *M. bipustulatus* war auch hier nur in wenigen Exemplaren vorhanden (vgl. *M. aeneus*).

Auftretenszeiten:

1957: 2. 6.—25. 6.

1959: 24. 5.—15. 6.

Malachius elegans. Größe: 5—6 mm.

Verbreitung: West-, Süd- und Mitteleuropa, Kaukasus, West-Asien, Sibirien.

„Deutschland: in Süden und Mitte in hügeligem Gelände und im Vorland der Gebirge verbreitet, nicht im höheren Gebirge, besonders an südexponierten, xerothermen Hängen; im Westen (Rheingebiet) von Südbaden bis zum Mittelrhein (südlich Köln) im allgemeinen nicht selten, nach Osten seltener" (Horion 1953). In Bayern wurde bisher nur die var. ♂ *emarginatus* Krauss bei Regensburg gefunden. Die Herkunft des von mir verwendeten Alkoholmaterials ist unbekannt.

Malachius spinipennis. Größe: 4—5 mm.

Verbreitung: Südeuropa (besonders im Osten), südöstliches Mitteleuropa, Kaukasus, Armenien, West-Asien.

Aus Deutschland noch nicht mit Sicherheit bekannt (Horion 1953). Mein Alkoholmaterial wurde im April 1954 in Rovinj (Istrien) von Euphorbien gekeschert.

Malachius viridis. Größe: 4—5 mm.

Verbreitung: Europa, Zentral-Asien, Turkestan, Algier.

Nach Horion (1953) in Deutschland im ganzen Gebiet. Rechts der Elbe meist als häufig angegeben, aber im Westen (Rheingebiet) im allgemeinen nicht häufig. In der norddeutschen Ebene ausgesprochen selten, besonders im Westen.

Diese Art, deren ♂♂ keine Excitatoren besitzen, wurde von mir nur vereinzelt an Grasbeständen meist trockener Lokalitäten erbeutet. Schmidt (1945—1948) fand *M. viridis* an Wiesenfuchsschwanz und Knäuelgras. Gleichfalls auf *Alopecurus* fing ich ein ♂ am 27. 5. 60 in Bräuningshof. Verhoeff (1894) wies im Rectum dieser Art, „wie auch bei den meisten anderen Malacodermen", immer Pollenkörnerschalen nach. Hering (1937) sah je ein Exemplar dieses Malachiiden aus Stengeln von *Cirsium* und *Artemisia* schlüpfen, die mit Trypetiden-Larven besetzt waren.

Meine Funde des Jahres 1959 verteilen sich auf die Zeit vom 13. 5. bis 4. 6.

Anthocomus (Paremballus) fasciatus. Größe: 3—3,5 mm.

Verbreitung: Mittel- und Südeuropa, südliches Nordeuropa, Kaukasus, Syrien, Palästina.

HORION (1953): „In ganz Deutschland und Österreich in ebenen Gegenden und niederen Gebirgslagen, im allgemeinen als häufig oder sehr häufig gemeldet." Häufiger als der nachfolgende *Anth. bipunctatus*. Nach EVERS (1945—1948) lebt *Anth. fasciatus* (und auch *Anth. bipunctatus*) „gerne auf Klee *(Trifolium)*".

Ebenfalls am *Troglops*-Fundort in Bräuningshof, der ein wahres Malachiiden-Eldorado darstellt, lebt eine außerordentlich individuenstarke *Anth. fasciatus*-Population. Die Käfer finden sich vorzugsweise auf verschiedenen Umbelliferen, aber auch an den Gräsern (z. B. *Alopecurus*) des angrenzenden Wiesenstreifens. Für Balz und Kopula suchen ♂♂ und ♀♀ jedoch die Blätter der Obstbäume, mitunter auch die Scheunenwand auf. Fangexkursionen an anderen Lokalitäten (Waldwiesen usw.) erbrachten nur Einzelfunde. Eine Vorliebe dieses Malachiiden für Klee kann ich nicht bestätigen.

Auftretenszeiten:

1957: 18. 5.—27. 6.

1958: 27. 5.—24. 6.

1959: 10. 5.—14. 6.

Anthocomus (Neotrotus) bipunctatus. Größe: 3 mm.

Verbreitung: Mittel- und Südeuropa, Kaukasus. Fehlt in Nordeuropa!

Nach HORION (1953) in ganz Deutschland in ebenen Gegenden und niederen Gebirglagen im allgemeinen häufig; auch aus Norddeutschland als häufig gemeldet. „Im Mai/Juni auf Blüten und Gebüsch. an Waldrändern, auf blühenden Obstbäumen und Sträuchern in Gärten." HORION behauptet (dies soll auch für *Anth. fasciatus* gelten), daß die Imagines vielfach in Häusern überwintern (??). *Anth. bipuctatus* ist, wie schon EVERS (1945—1948) und HORION (1953) betonen, weniger häufig als *Anth. fasciatus*.

In Bräuningshof trat *Anth. bipunctatus* gleichzeitig neben *Anth. fasciatus* auf, allerdings in weitaus geringerer Individuenzahl. Seine Auftretenszeit war jedoch wesentlich kürzer bemessen. Auch diese *Anthocomus*-Art — eine Vorliebe für Klee konnte ich wiederum nicht feststellen — fand sich vorwiegend auf Umbelliferen und Obstbaumblättern.

Auftretenszeiten:

1957: 2. 6.—20. 6.

1959: 10. 5.—24. 5.

Anthocomus (Anthocomus) coccineus. Größe: 4—4,5 mm.

Verbreitung: Mittel- und Südeuropa, südliches Nordeuropa, Kleinasien, Syrien, Persien.

HORION (1953): „In ganz Deutschland in Sumpfgebieten der Ebene und in niederen Gebirgslagen, im allgemeinen nur stellenweise und nicht

häufig, vielfach besonders aus dem gebirgigen Süden als selten gemeldet... Wird in Sumpfgebieten von der Ufer-Vegetation gekätschert." Nach Evers (1945—1948) lebt dieser Herbst-Malachiide pollenfressend auf Schilf (*Phragmites communis* Trin.).

Von *Phragmites* fing Prof. Stammer diese Art im September 1958 bei Malchin in Mecklenburg und eine Studentenexkursion unseres Institutes erbeutete (Herbst 1957) *Anth. coccineus* am Schilf des Neusiedler Sees. In dem an Gewässern reichen Erlanger Gebiet, das auch Kittel (1880) als Fundort nennt, ist dieser Malachiide durchaus nicht häufig. Einen individuenreichen Fundplatz konnte ich erst 11 km nordwestlich Erlangens (bei Hesselberg) entdecken. Auch hier leben die Käfer ausschließlich an blühendem Schilf. Die vielen Exkursionen an ähnliche Lokalitäten erbrachten nur zwei Einzelfunde. Mit der Biologie dieses Malachiiden beschäftigte sich Urban (1912). Das von ihm gefangen gehaltene ♀ legte seine Eier in die Samenkapseln der ihm dargebotenen Sumpf-Simse (*Juncus effusus* L.). Tatsächlich findet sich *Juncus* auch an meinem Hesselberger *Phragmites*-Bestand. Trotzdem darf aus dem Urbanschen Experiment noch nicht auf die Eiablagegewohnheiten freilebender Tiere geschlossen werden. Zahlreiche von mir besuchte, die gleichen Bedingungen (*Phragmites* ⌐ *Juncus*) bietende Biotope waren frei von *Anth. coccineus*.

Darüber, daß *Anth. coccineus* von *Phragmites*pollen lebt (Evers 1945—1948), bestehen keine Zweifel. Der Darm der Käfer enthält Blütenstaub in großer Menge, jedoch auch Insektenteile, die auf zusätzliche animalische Kost hinweisen. Tatsächlich konnte ich bei Hesselberg *Anth. coccineus*-Exemplare beobachten, die sich an toten Lepidopteren gütlich taten. Ein von Urban (1912) eingezwingertes ♀ fütterte dieser mit toten Fliegen. Lebende Tiere wurden nicht angenommen (!). Horion (1953) ließ sich durch die Urbanschen Erfolge dazu verleiten, die Gültigkeit der Everschen Feststellungen in Zweifel zu ziehen.

Auftretenszeiten:

Horion (1953): „September bis Oktober; nach heißen, trockenen Sommern schon im August."

1958: 5. 9. bis etwa 23. 9.

1959: 30. 8. bis etwa 20. 9.

D. Methoden und Terminologie

Eidonomie der Organe. Mit Elytralorganen versehene Malachiiden-♂♂ zeigen die wirkliche Gestalt ihres Excitators nur in lebendem oder frisch abgetötetem Zustand. Sobald die Tiere einige Zeit an der Luft liegen, verliert der sehr zarthäutige distale Abschnitt des Excitators seine Turgeszenz, schrumpft, und wird bei besonders empfindlichen Arten in cranialer Richtung unter die übrige Elytre gebogen. Sammlungsexemplare bieten daher das Elytralorgan nie in natürlicher Ausbildung, und die nach solchem Material gefertigten zeichnerischen Darstellungen

(z. B. bei Escalera 1926, Hansen 1957, Kaszab 1955 und Wittmer) zeigen stets entstellte Tiere. Evers (1948a) schreibt hierzu:

„Die Untersuchung der Anhängsel ist bei toten Tieren kaum möglich, da die Hinterenden der Deckflügel so wenig chitinös sind, daß sie einschrumpfen. Am besten untersucht man deshalb frisch getötete Tiere, wobei man beachten muß, daß die Deckflügel während der Untersuchung nicht eintrocknen. Ich werfe die Tiere, nachdem sie im Dampf von Essigäther getötet wurden, in eine Flüssigkeit aus $^1/_3$ Eisessig und $^2/_3$ Wasser. In dieser Flüssigkeit behalten die Organe ihre Weichheit und Form. Der einzige Nachteil dieser Methode ist, daß die Organe ein wenig anschwellen, ein Nachteil der unbedeutend ist, wenn man die Organe solange austrocknen läßt, bis sie ihre natürliche Form wieder zurückerhalten haben. Diese Methode kann angewandt werden, wenn man die Organe innerhalb einer Woche untersucht. Tut man das nicht, dann vergehen die Organe langsam. Will man die Organe für längere Zeit konservieren, dann muß man das Wasser entziehen (allmähliches Überführen in 10%-, 25%-, 50%- und 75%igen Alkohol). In 75%igem Alkohol können die Organe solange aufbewahrt werden, wie man wünscht. Sie werden hierin jedoch spröde. So aufbewahrtes Material kann zu mikroskopischen Präparaten verarbeitet werden. Zur Untersuchung im natürlichen Zustand unter dem Binokular müssen sie durch Rückführung durch die Alkoholreihe wieder weich gemacht werden."

Da ich darauf angewiesen war, die Organe oft erst lange Zeit nach der Malachiiden-Saison zu zeichnen und zu untersuchen, benötigte ich eine Aufbewahrungsflüssigkeit, in der die Elytren sowohl ihre natürliche Gestalt, als auch ihre Elastizität für unbegrenzte Zeit behalten. Eine derart ideale Konservierung gewährleistet das folgende Gemisch: Alkohol 96% + Aqua dest. + Eisessig im Verhältnis 13:6:1. In dieses wurden die abgetöteten Käfer nach Passieren von 10-, 25- und 50%igem Alkohol gebracht. Wie Vergleiche zeigten, waren die Elytralexcitatoren derart aufbewahrter Käfer von denen frischer Exemplare nicht zu unterscheiden, es sei denn an den verblaßten Farben.

Das genannte Verfahren erübrigte sich bei robusteren Formen und den Kopfgruben-Arten. Hier genügte Konservierung in 70%igem Alkohol. Es muß jedoch betont werden, daß auch die zeichnerische Wiedergabe von Kopfgrubenexcitatoren nach getrocknetem Sammlungsmaterial[1] keine befriedigenden Ergebnisse zu zeitigen vermag. Die Gruben sinken bei solchen Tieren ein, erscheinen tiefer und verlieren viele Details. So kann auch den zum Teil nicht schlechten Kopfgrubenbildern Wittmers nur bedingter Wert beigemessen werden.

Um die Excitatoren unter dem Stereomikroskop zeichnen zu können, ohne eine Veränderung der gewünschten Lage des Objektes befürchten zu müssen, schmolz ich Elytren oder Köpfe im Blockschälchen mit einer heißen Nadel auf einem vorher eingegossenen und erkalteten Paraffinboden fest. Diese Prozedur mußte, um ein Trockenwerden des Organs zu verhindern, sehr schnell vonstatten gehen. Sobald das Objekt auf diesem Wege in seiner Lage fixiert war, wurde es erneut mit dem Konservierungsgemisch überschichtet. Das gleiche geschah mit Köpfchen, die unter dem Stereomikroskop mit der Rasierklinge quer oder längs geschnitten worden waren. Nach Festlegung der Umrisse und Proportionen mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates unter dem Mikroskop (Auflicht), versuchte ich die außerordentlich schwierig darstellbaren Organe bei stereomikroskopischer Betrachtung (Vergr. 64—100fach) zu zeichnen. Um dem räumlichen Charakter der Objekte gerecht

[1] Es ist zu bedauern, daß man sich in den Museen noch immer nicht dazu entschließen kann, einen gewissen Prozentsatz des anfallenden Insektenmaterials in Konservierungsflüssigkeit aufzubewahren. Durch die konservative „Trockenmethode" geht dem Systematiker eine Fülle wertvoller Merkmale verloren!

werden zu können, wählte ich die Bleistift-Wischmanier. Wenn es mir in einzelnen Fällen nicht ganz gelang, die angestrebte Objekttreue zu erreichen, so wird an entsprechender Stelle auf derartige Mängel hingewiesen. Bis auf wenige Nachzeichnungen aus der Literatur, die zu fertigen Frau H. Kraus die Freundlichkeit hatte, stammen sämtliche Zeichnungen aus der Hand des Verfassers.

Mikroskopische Anatomie. Für die mikroskopischen Untersuchungen genügte in allen Fällen in 70%igem Alkohol aufbewahrtes Material. Zur Aufhellung der Objekte, z. B. der oft tiefschwarzen Appendices, bewährte sich das leider jetzt nicht mehr hergestellte Chloratren (Bayer) ganz ausgezeichnet. Mazeriert wurde mit Kalilauge. Sehr gute Dienste leistete für die Erkennung feinster Strukturen die Leitz-Fluoritimmersion (114:1).

Mikrofotografie. Für die Herstellung mikrofotografischer Belege stand mir das Zeiss-Ultraphot II zur Verfügung. Der diesem präzise arbeitenden Automaten einst anhaftende Mangel der seitenverkehrten Wiedergabe wurde auf Anregung unseres Institutes durch Einbau eines zusätzlichen Umkehrprismas (jetzt serienmäßig) behoben. Die Verwendung dieses Gerätes ist außerordentlich bequem und sehr zeitsparend. Als Negativmaterial verwendete ich Planfilm (Agfa IFF 13; 9×12), dessen Format in der Regel durch eine Einlegemaske geteilt wurde.

Histologie. Das für Mikrotomschnitte vorgesehene Material wurde in Carnoy fixiert, das auf 60° C erhitzt war, und 1—$1^1/_2$ Std in der abkühlenden Flüssigkeit belassen. Auch Bouin diente zur Fixierung. Färbung mit Eisen-Hämatoxylin nach Heidenhain.

Beobachtung gefangener Tiere. Den Schilderungen, die uns Evers (1948a, 1956) vom Paarungsverhalten der Malachiiden *Axinotarsus pulicarius* und *Malachius bipustulatus* gab, lagen Beobachtungen unter Laborbedingungen zugrunde. Die Balzhandlungen seiner *Axinotarsus*-Pärchen fanden in Petrischalen, die des *Malachius bipustulatus* in größeren Behältern an eingepflanzten Grashalmen[1] statt. Wie sich bei meinen Untersuchungen zeigte, balzt *A. pulicarius* selbst in verhältnismäßig kleinen Glastuben („Fanggläser"; Länge 6 cm, 2 cm ⌀). Dies gilt gleichermaßen für *Anthocomus coccineus* und vor allem für *Troglops albicans*, dessen Balz Prof. Stammer schon vor Jahren in einer Glasschale ablaufen sah. Bei diesem besonders kleinen und Detailbeobachtungen am Biotop schwer zugänglichen Käfer, erwies sich die dadurch gegebene Möglichkeit, bei künstlichem Licht unter dem Stereomikroskop alle Handlungsphasen zu studieren und zu protokollieren, als außerordentlich wertvoll. Allerdings empfahl es sich, zur Glasbeobachtung vorgesehene *Troglops*-Pärchen am Fundplatz während der Balz in die Glastube laufen zu lassen. Geschah dies nicht mit der nötigen Sorgfalt, dann gerieten die Tiere in Fluchtstimmung und es kam selbst bei mehrtägigem Verbleib im Glas nur in wenigen Fällen wieder zu einem Stimmungsumschlag.

Freilandstudien. Obwohl Stammer seinerzeit die Beobachtung einer *Troglops*-Kopula an gefangenen Tieren glückte, bestanden für mich von vornherein keine Zweifel darüber, daß ethologische Untersuchungen, die Erfassung des Paarungsverhaltens mit Einschluß der Kopula zum Ziele habend, in erster Linie am Biotop erfolgen müssen. So hatte doch Evers bei *A. pulicarius* eine beträchtliche Zahl von Balzabläufen registriert und weder bei dieser Art, noch für *M. bipustulatus* jemals mit Sicherheit eine Kopula konstatieren können. Auch war kaum zu erwarten, daß alle Malachiiden unter künstlichen Verhältnissen sexuelle Handlungen zeigen. Zudem ergab sich später, daß unter Laborbedingungen atypische Verhaltenselemente auftreten können.

Voraussetzung für Freilandbeobachtungen war die Kenntnis geeigneter Fundplätze, die einerseits die betreffende Species in genügender Individuenzahl bieten

[1] Mündliche Mitteilung.

und andererseits planmäßige Kontrollen leicht zugänglicher Abschnitte gestatten. So boten sich bezüglich der an Gräsern lebenden Malachiiden von beiden Seiten zugängliche Grasstreifen als besonders günstige „Arbeitsplätze" an. Selbst bei Arten, die in relativ starken Populationen auftreten, sind Individuendichte und Begegnungschancen der Geschlechter nie so groß, daß sich dem Untersucher Balzhandlungen in ausreichendem Maße präsentieren. Die Feldbeobachtungen, meist in praller Sonne und oft bei tropischer Hitze durchgeführt, erforderten unendliche Geduld. Nur bei *Axinotarsus pulicarius* war es möglich, allerdings auch mit Langmut und Fingerspitzengefühl, ♂♂ und ♀♀ auf Halmen zusammenzubringen und auf diese Weise „kuppelnd" manchen Handlungsablauf herbeizuführen. Erforderlich für eine produktive Nutzung der kurzen Malachiiden-Saison war neben der Gunst der Witterung, die Frequentierung der Fundplätze nach einem den Auftretenszeiten und der Sexualperiode der einzelnen Arten entsprechenden Zeitplan.

Bei den Beobachtungen waren Lupen verschiedener Stärke ein unentbehrliches Hilfsmittel. Eine zweite Person führte Protokoll.

Film (s. auch MATTHES 1961). Für die Filmaufnahmen mußte unter den Vorkommensstätten eine besonders sorgfältige Auswahl getroffen werden. Sonne und Windstille waren Bedingung. Doch selbst an günstigen Tagen reichte die kaum spürbare Luftbewegung aus, um das von den Käfern besetzte Substrat ständig aus dem minimalen Schärfenbereich der Kamera herauspendeln zu lassen. Meine Helfer waren daher während der Aufnahmen damit beschäftigt, Ast oder Grashalm möglichst ruhig zu halten.

Als Kamera bewährte sich die Bolex H16-Reflex mit Tele-Yvar 75 mm und 3 cm-Zwischenring ganz vorzüglich. Ohne Reflexsucher, der eine ständige Schärfenkontrolle gestattet, sind derartige Aufnahmen überhaupt nicht durchführbar. Zur Filmauswertung leistete das Moviscop (Zeiss-Ikon) gute Dienste.

Der vorführfertige Film zeigt das Paarungsverhalten von *Axinotarsus pulicarius*, *Malachius bipustulatus* und *Troglops albicans*. Den im Herbst auftretenden *Anthocomus coccineus* am Biotop zu filmen gelang leider nicht. Die langen *Phragmites*-Halme waren dem Herbstwind zu sehr ausgesetzt. Lediglich einige, sich in einer Petrischale abspielenden Balzszenen, konnten von dieser Art aufgenommen werden. Die Qualität dieses Streifens erlaubte jedoch nur seine Auswertung im Moviscop.

Foto. Biologische Vorgänge kleiner Insekten, noch dazu wenig fotogener Coleopteren, am Biotop fotografisch zu erfassen, ist sehr schwierig. Ich verwendete eine Leica in Verbindung mit Spiegelkasten, Balgengerät und Hektor 13,5 cm. Das sehr helle Mattscheibenbild dieser Apparatur gestattet einwandfreie Scharfeinstellung noch bei starker Abblendung. Als Lichtquelle diente das Blitzgerät Cornet ST (Leitzahl 48). Auch bei der fotografischen Arbeit mußte der den Tieren als Unterlage dienende Grashalm gehalten werden.

Terminologie. Bei der Beschreibung der Elytralorgane orientieren wir uns nach Außen- und Innenrand der Flügeldecke. Es ist daher gleichgültig, ob eine rechte oder linke Elytre vorliegt.

Außenrandseitig = AR-seitig, innenrandseitig = IR-seitig.

Unter EO-Arten sollen solche Species zusammengefaßt werden, deren ♂♂ Elytralorgane (Elytralexcitatoren) aufweisen; entsprechend werden mit Kopfgrubenexcitatoren ausgerüstete Malachiiden als KG-Arten bezeichnet.

Um Balzabläufe kurz und übersichtlich darzustellen, wurden für die Einzelhandlungen Abkürzungen gewählt. Derartige in kleinen Buchstaben geschriebene „Symbole" beziehen sich auf Handlungen des ♀ (z. B. Grubenknabbern = gk),

während solche des ♂ durch große Buchstaben gekennzeichnet sind (z. B. Organzuwendung = OZ). In der nachfolgenden Liste aller verwendeten Handlungssymbole sind Beschränkungen auf bestimmte Arten oder Artengruppen (z. B. EO-Arten) in Klammern angemerkt.

♀ 180	= Drehung des ♀ um 180°.
P	= Prüfung der Kopulationsbereitschaft.
vl	= Vorwärtslauf
f (F)	= Flucht.
KV	= Kopulationsversuch
K	= Kopulation.
FS, fs	= Fühlertrillern bzw. Frontalspiel (EO-Arten).
OZ	= Organzuwendung (EO-Arten).
ob	= Organbeißen *(A. pulicarius, Anth. fasciatus, M. marginellus).*
♂ 180	= Drehung des ♂ um 180° (EO-Arten)
FA, fa	= frontale Auseinandersetzung *(M. marginellus).*
KI	= Abdomenkitzeln *(M. marginellus).*
ok	= Organknabbern *(Anth. coccineus).*
RB	= rückwärtige Berührung *(Anth. coccineus).*
AK	= Anbieten der Kopfgrube *(Troglops).*
gk	= Grubenknabbern (KG-Arten).
SLH	= Seitwärtslauf nach hinten *(Troglops).*
SLV	= Seitwärtslauf nach vorn *(Troglops).*
U	= Umrundung *(Troglops).*

E. Morphologischer Teil

I. Epidermale Drüsenelemente

Der Coleopterenkörper ist mit epidermalen Drüsen — äußerlich erkennbar an der Sekretaustrittsstelle, dem Drüsenporus — reichlich ausgestattet. Bevorzugte Orte derart drüsiger Abscheidung scheinen Elytren, Kopf und Abdomen zu sein. Eine weite Verbreitung solcher Elemente in den Flügeldecken der Käfer wies bereits Hoffbauer (1892) nach. Hier finden sich die Drüsenporen besonders häufig an der Basis der elytralen Seten und zwar der Einlenkungsstelle des Haares mit Vorliebe in dessen Strichrichtung angelagert. Diese sensillengebundene Lokalisation von Drüsenporen wurde später für Elytren, Tergite usw. verschiedenster Käfer, so auch der besonders drüsenreichen Canthariden, Clavigerinen und Paussiden beschrieben (Verhoeff 1894, Wasmann 1903, Krüger 1910, Korschelt 1923, McIndoo 1931, Mou 1938, Šulc 1951).

Auch den elytralen Sensillen der Malachiiden sind, gleich welchem Geschlecht diese angehören und wie es um die Excitatorenausstattung der ♂♂ bestellt ist, fast stets Drüsenporen zugeordnet. Dies gilt auch für die Seten anderer Körperregionen, so vor allem Kopf und Antennen. Die für soziale Kontakte bedeutungsvollen Körperpole Vorder- und Hinterende zeigen überdies auch dort, wo es nicht zur Ausbildung eines Excitators kam, eine deutliche Tendenz zur Vermehrung drüsiger

Elemente, die ihren äußeren Ausdruck im Vorkommen nicht nur sensillengebundener, sondern zusätzlicher freier Porengruppen findet. So zeichnen sich die weiblichen Flügeldeckenspitzen sowie die männliche Frontoclypealregion der EO-Arten mitunter durch einen

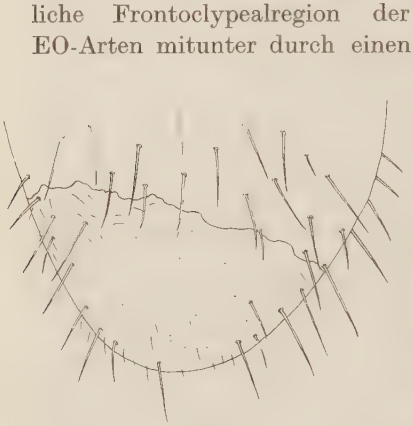


Abb. 6

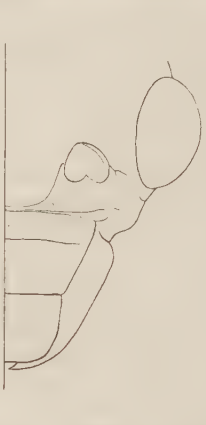


Abb. 7

Abb. 8

Abb. 6. *Malachius marginellus*, ♀. Spitze der rechten Elytre mit Drüsenporen
Abb. 7. *Malachius marginellus*, ♀. Drüsenporen der Frontoclypealregion
Abb. 8. *Malachius marginellus*, ♂. Drüsenporen der Frontoclypealregion

auffallenden Reichtum an Drüsenporen aus, wie dies die sich auf *Malachius marginellus* beziehenden Abb. 6, 7 und 8 veranschaulichen. Auch der Elytrenendabschnitt der KG-♂♂ von *Malachius bipustulatus* und *M. aeneus* ist mit sensillenfreien Drüsenporen versehen (Abb. 9 und 10). Inwieweit derartige Porenfelder bereits größeren subepidermalen Zellkomplexen angehören, konnte noch nicht festgestellt werden. Auch die wenig befriedigende Darstellung, die OEHME (1951) von einem *M. bipustulatus*-Elytrenschnitt vorlegt, gibt darüber keine Auskunft. In ihrer Skizze ist unter anderem Fettkörpergewebe eingezeichnet, das tatsächlich einen wesentlichen Anteil an jenem äußerlich erkennbaren Zellmaterial excitatorenfreier Elytrenspitzen bildet und das auf meinen Schnitten durch elytrale und craniale Excitatoren gut von dem stark gefärbten Drüsengewebe zu unterscheiden ist. Wenn wir auch in die Histologie der Malachiiden noch kaum eingedrungen sind, so darf auch ohne

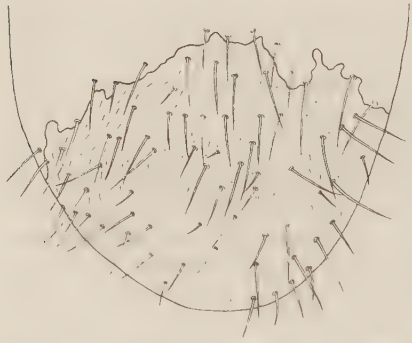


Abb. 9. *Malachius bipustulatus*, ♂. Spitze der linken Elytre mit Drüsensporen

Nachweis sog. „Halbwegdrüsenzellen" (Mou) die Vermutung geäußert werden, daß ihre Drüsenkomplexe sich nicht wie Oehme behauptet, aus Fettkörpergewebe entwickelt haben, sondern wie die der Pausiden (Mou 1938) von epidermalen Drüsenelementen abzuleiten sind, die damit die morphologische Grundlage für die Evolution sekretorischer Apparate — der Excitatoren — boten.

Abb. 10. *Malachius aeneus*, ♂. Teil einer Elytrenspitze mit Drüsenporen nach KOH-Behandlung. Das Foto zeigt nicht die schwer darstellbaren Poren selbst, sondern den erweiterten Drüsenkanal im optischen Schnitt. Auch die an Makrosensillen gebundenen Porenelemente sind erkennbar. 84:1

II. Die Elytralexcitatoren

1. Allgemeines

(Typenmannigfaltigkeit, Bau, Funktion, Prinzip der multiloculären Gustorezeptorenreizung)

Wie schon dargelegt, gehören die Elytralorgane als Umbildungen paariger Anhänge zu den „zusammengesetzten" Excitatoren, deren spiegelbildlichen Halborgane sich zum Gesamtorgan ergänzen. Unter Voraussetzung dieser Tatsache sei es gestattet, auch das Halborgan, auf das ich mich in Text und Bild vorwiegend beziehen werde, als Excitator oder Elytralorgan schlechthin zu bezeichnen.

Allein die Untersuchung acht einheimischer EO-Arten, sowie einer südeuropäischen Species *(Malachius spinipennis)*, läßt eine erstaunliche Vielfalt in der Differenzierung elytraler Excitatoren erkennen. Ein weit umfangreicheres Material würde eine Typenfülle vor uns ausbreiten, in

der morphologische Reihen zu erkennen und sie unter Heranziehung sämtlich verfügbarer, vor allem nicht geschlechtsgebundener Merkmale phylogenetisch zu interpretieren, eine hochinteressante Aufgabe wäre. Der von mir gewonnene, im Vergleich zu einem solch groß angelegten Unterfangen kleine Einblick zeigt bereits, daß selbst innerhalb einer Gattung die Verschiedenheit der Elytralexcitatoren weit über die Grenzen einer Artspezifität hinauszugreifen vermag und dann zur Unterscheidung bestimmter EO-Typen zwingt, die ihrerseits ganzen Artengruppen zukommen können und wohl auch in vielen Fällen keineswegs durch gleitende Übergänge miteinander verbunden sind. So repräsentieren meine beiden *Axinotarsus*-Arten *A. marginalis* und *A. pulicarius* je einen eigenen Typ, wobei dem von *A. marginalis* auch der Excitator der spanischen Art *A. brevicornis* ER. und dem *Pulicarius*-Typ die Organe von *A. ruficollis* OLIV., *A. nigritarsis* AB. D. P. und *A. tristiculus* KR. angehören. Es ist abzuwarten, ob sich alle *Axinotarsus*-Arten (nach GREINER 32) auf *Marginalis*- und *Pulicarius*-Typ verteilen oder ob weitere Excitatorentypen innerhalb dieses Genus entdeckt werden. Sollte es bei einer auf dem männlichen Merkmal basierenden klaren Trennung in zwei Artengruppen bleiben, dann wäre die Feststellung, ob der für *A. marginalis* konstatierte Nichtgebrauch der Excitatoren während des sexualbiologischen Geschehens allen diesem Typ zuzuordnenden Axinotarsen eigen ist, von ganz besonderer Bedeutung für eine etwaige Neufassung dieser Gattung.

Das Genus *Anthocomus* wurde bereits von den Systematikern in die drei Untergattungen *Anthocomus* s. str. (nach GREINER: *Celidus*), *Paremballus* und *Neotrotus* aufgeteilt, und die von mir untersuchten Arten gehören jede gerade einem dieser Subgenera an, wobei sie bezeichnenderweise jeweils einen eigenen EO-Typ vertreten, der, wie die Betrachtung weiterer Arten (s. S. 426 und 431) vermuten läßt, für die entsprechende Untergattung charakteristisch ist. Der *Anth. coccineus*-Excitator weicht grundlegend vom *Fasciatus*- und *Bipunctatus*-Typ ab, und es ist bemerkenswert, daß *Anth. coccineus* meines Wissens als einzige Art sein Subgenus repräsentiert. Eine solche auffallende Übereinstimmung zwischen der vorgenommenen Aufgliederung einer Gattung und dem Typenangebot der männlichen Excitatoren legitimiert nachträglich die ohne eingehendere Berücksichtigung elytraler Differenzierungen vorgenommene Aufstellung dieser drei Subgenera und stellt das Genus *Anthocomus* als taxonomische Einheit vielleicht in Frage.

In der, was die Verwirklichung verschiedenster Excitatorenlokalisationen anbetrifft, so außerordentlich polymorphen, jedoch allem Anschein nach doch natürlichen Gattung *Malachius* scheint nur ein, nämlich der von mir nach *M. marginellus* benannte EO-Typ (*Marginellus*-Typ) aufzutreten bzw. vorzuherrschen. Einen völlig andersartigen

Elytralexcitator zeigt jedoch *M. abdominalis* F. (s. auch S. 443), von dem ich leider nur ein alkoholfixiertes ♂ aus Spanien erhielt und der deshalb aus der vorliegenden Untersuchung noch ausgeschlossen werden mußte. Es bleibt abzuwarten, ob es sich hier wirklich um einen Angehörigen des Genus *Malachius* handelt, ein Zweifel, den mir auch die Frontoclypealregion dieser Art zu stützen scheint.

Das Elytralorgan wurde schon zu Beginn meiner Ausführungen mit den Worten Kiesenwetters als Einkneifung der männlichen Flügeldecken geschildert, in deren Region sich gewisse Fortsätze befinden. Diese bisher allen Bearbeitern der Malachiiden an den ♂♂ vieler Arten aufgefallenen Umgestaltungen betreffen den distalen Endabschnitt der Elytren, der häufig, dann aber bei beiden Geschlechtern, durch eine gelbe bis rötliche, den caudalen Körperpol quasi markierende hypodermale Färbung ausgezeichnet ist. Durch die stets am Innenrand (IR-seitig) besonders stark ausgebildete „Einkneifung" wird ein Endabschnitt stufenartig von der übrigen Flügeldecke abgesetzt, wodurch es zur Entstehung einer mehr oder minder senkrechten *Absturzwand* und zur Niveausenkung der caudalen Region, des *Organbodens* kommt (Abb. 56). Letzterer erreicht seine größte Tiefe IR-seitig, also dort, wo die Stufenbildung ihre eklatanteste Ausprägung findet. Hier auch differenziert sich aus Organboden oder Absturzwand ein emporsteigender oder waagerecht gelagerter chitinöser Fortsatz (Abb. 11, *Sg*), dem, wie wir noch erfahren werden, die Aufgabe zukommt, der Mundhöhle des ♀ während des Bisses in den Excitator Sekret darzureichen. Das Gesamtorgan, zu dem sich die beiden Elytren zusammenfügen, bietet somit in seiner medianen Region zwei Sekret „servierende" Fortsätze (Appendices), unter denen der Elytrenboden so weit abgesenkt ist, daß sie gleichzeitig von den Mundteilen des ♀ erfaßt und andere Stellen der Elytre von dessen Palpen erreicht werden können. Die Richtigkeit einer solchen Deutung wird durch den Extremfall des kleinen *Charopus flavipes* unterstrichen, dessen Elytre kaum eine Einkneifung und damit auch keinen Organboden im obigen Sinne erkennen läßt. Dafür ragen aber die überlangen Appendices der beiden Elytren fast steil empor und weit über diese hinaus, so daß es dem ♀ ein leichtes ist, sich mit diesen Anhängen zu beschäftigen, ohne am Flügeldeckenboden im wahrsten Wortsinne „Anstoß" zu nehmen. Daß allerdings dieses einfachere Verfahren das ♀ eines zusätzlichen Sekretgenusses berauben dürfte — wobei jedoch für anderweitige „Entschädigung" gesorgt ist — wird uns nach Kenntnis des Funktionsprinzips der Excitatoren verständlich sein. Zu diesen im medianen Elytrenbereich dem ♀ Sekret darbietenden Appendices, wir wollen sie *Sekretgeber* nennen, führen *Sammelkanäle*, denen die Zellen eines vor der Absturzkante lokalisierten und sich bis in die senkrechte Wand der Einkneifung erstrecken-

den Drüsenkomplexes durch z. T. sehr lange, feine Röhrchen ihr Sekret zuführen (Abb. 11). Es konnte festgestellt werden, daß bei einigen Arten (so z. B. *Malachius marginellus*) diese zarten *Drüsenkanälchen* nicht direkt in die Sammelkanäle einmünden, sondern über ein wesentlich weitlumigeres Schaltstück, das wohl als fingerartige Ausstülpung des Sammelkanals aufzufassen ist. An Mikrotomschnitten waren solche Feinheiten (Abb. 67) und mitunter auch die Kerne der Kanalzellen gut zu erkennen, jedoch niemals mit Sicherheit Binnen- oder Endbläschen der Drüsenzellen auszumachen. In der Regel sind es zwei Sammelkanäle, die in den elytralen Drüsenkomplex eingebettet sind. Einer von ihnen — er ist meist der Längere — zieht vom Außenrand kommend waagerecht, jedoch z. T. unter mehrfachen Biegungen IR-wärts bis in Höhe der Sekretgeberbasis, während der andere sein Sekret aus einem kleineren IR-seitigen Anteil des Drüsenkomplexes beziehend entlang des Elytreninnenrandes verläuft. Nimmt der Sekretgeber aus dem Organboden seinen Ursprung, dann müssen die ausleitenden Strukturen in der Absturzwand hinabziehen, um in die tiefer liegende Organregion zu gelangen. Beide Kanäle vereinigen sich vor ihrem Eintritt in den Sekretgeber (*Malachius spinipennis*, Abb. 76; *M. elegans*, Abb. 72; *Flavipes*-Typ, Abb. 82; *Coccineus*-Typ, Abb. 50) oder erst innerhalb dieses Appendix (*Pulicarius*-Typ, Abb. 17; *Malachius marginellus*, Abb. 65) zu einem ausleitenden Sekretkanal bzw. einem kurzen Endstück. Getrennt jedoch münden die Sammelkanäle auf dem Sekretgeber von *Axinotarsus marginalis* und *Anthocomus fasciatus* aus. Bei der letztgenannten Species sind sie übrigens beide außerordentlich kurz, ein Tatbestand, der auch für *Charopus flavipes* gilt. Ob die an den *Axinotarsus*-Arten konstatierte Aufspaltung des IR-seitigen Kanals in zwei Sammelkanäle (Abb. 17 und 27) gattungscharakteristisch ist, kann selbstverständlich nach der Untersuchung erst zweier Arten nicht entschieden werden. Die eigenartigsten Verhältnisse zeigt *Anthocomus*

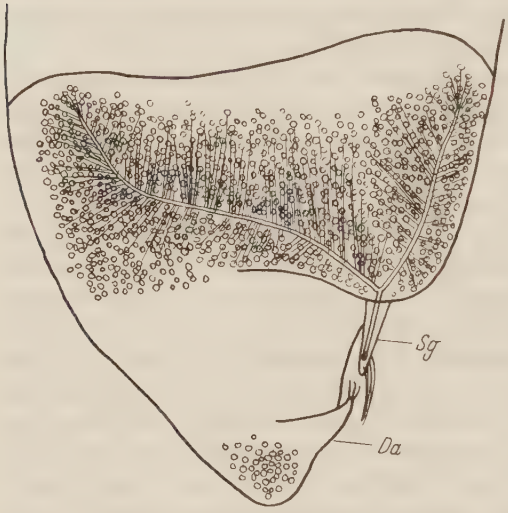


Abb. 11. Schema eines diappendicalen Elytralorgans. *Sg* Sekretgeber; *Da* Distalappendix

bipunctatus, dem der IR-seitige Sammelkanal völlig fehlt. Dafür befindet sich im Drüsengewebe eine Chitinspange, die man nach Lage und Längenausdehnung als einstigen zweiten Kanal deuten könnte (s. S. 436). Bei diesem Malachiiden ist auch der Sekretgeber, der bei allen übrigen untersuchten Arten einen mehr oder minder sklerotisierten elytralen Anhang darstellt, auf einen aus vielen Einzelelementen bestehenden Schopf feinster Seten beschränkt, die unmittelbar am Organboden inserieren und dem auch dort ausmündenden Sammelkanal das Sekret kapillar entnehmen.

Die wirklich „appendicalen" Sekretgeber zeigen, wenn sie aus der Absturzwand hervorgehen, mit ihrem freien Ende caudalwärts und nehmen damit eine zur Längsachse des Käfers nahezu parallele Lage ein (*Marginellus*-Typ, Abb. 56; *Marginalis*-Typ, Abb. 26), während jene, die sich aus dem Organboden differenzieren steil oder leicht schräg emporgerichtet sind (*Pulicarius*-Typ, Abb. 15; *Fasciatus*-Typ, Abb. 34; *Coccineus*-Typ, Abb. 47; *Flavipes*-Typ, Abb. 79), um die für den Gebrauch der weiblichen Mundwerkzeuge nötige Abstandsweite zwischen darbietenden Strukturen und Excitatorenboden zu erreichen. Die Loci des Sekretaustrittes liegen, wenn eine Seite oder eine schmale Zone des Appendix von der stärkeren Sklerotisierung ausgeschlossen werden, stets in diesem membranösen Bereich und zwar dorsal, IR-seitig, AR-seitig oder auf der nach vorn gerichteten Fläche des aufsteigenden Anhanges. Fast immer befinden sich diese Kanalausmündungen an der Basis eines Schopfes feiner Seten, die das Drüsensekret kapillar aufsaugen und als anbietende Differenzierungen dem weiblichen Partner entgegenhalten. Eine zusätzliche Sensillenfunktion scheint diesen oft sehr zarten Haarelementen nur selten zuzukommen, wie überhaupt der Sekretgeber in vielen Fällen einer Innervierung völlig entbehrt (z. B. *Marginalis*-Typ, *Flavipes*-Typ). Dagegen läßt der *Fasciatus*-Appendix nahe der Austrittsstelle seiner beiden Sammelkanäle eine Reihe kleiner Sensillen erkennen, während für seinen Schopf langer Seten sowohl deren Möglichkeit zur Sekretaufnahme als auch zu einer eventuellen Tangorezeption fraglich bleibt (s. S. 430 und Abb. 37). Der kurze, an der Absturzwand lokalisierte Sekretgeber des *Marginalis*-Typs weist schließlich darreichende Elemente in Form kurzer, stämmiger Lanzettborsten auf, die allerdings, da *Axinotarsus marginalis* von seinem Excitator keinen Gebrauch macht, zumindest bei dieser Species niemals in Funktion treten. Eine Reihe der mit Elytralorganen ausgerüsteten Malachiiden-♂♂ weisen einen zweiten sich dem Sekretgeber entgegenneigenden Fortsatz auf (Abb. 11, *Da*), den wir, obwohl er nur selten als regelrechter Anhang ausgebildet ist, *Distalappendix* nennen wollen. Derartigen *diappendicalen* Elytralexcitatoren stehen die *monoappendicalen* Organe gegenüber, die nur ein, künftig einfach als *Appendix* zu bezeichnendes Anhangsgebilde

besitzen, das die Aufgabe des Sekretgebers und des Distalfortsatzes diappendicaler Excitatoren in sich vereinigt.

Diappendicale Elytralexcitatoren: *Marginalis-*, *Pulicarius-*, *Fasciatus-*, *Bipunctatus*-Typ.

Monoappendicale Elytralexcitatoren: *Coccineus-*, *Marginellus-*, *Flavipes*-Typ.

Der Distalappendix, dessen primäre Aufgabe darin besteht, einen medianen Angriffspunkt bzw. ein Widerlager für die zupackenden weiblichen Mundteile zu bieten, stellt im einfachsten Fall eine von der Flügeldeckenspitze ausgehende, stark sklerotisierte Emporziehung des Organbodeninnenrandes dar. Weiterhin scheint er sowohl der Aufnahme als auch der Setzung mechanischer Reize dienen zu können. Vom Appendix getragene und meist in Berührungsnähe des Sekretgebers gebrachte Sensillen werden durch die weibliche Manipulation bewegt und informieren das ♂ offensichtlich nicht nur über den Biß der Partnerin, sondern steigern zusätzlich gemeinsam mit den Stimulationen frontaler Kontakte seine Erregung, die vielleicht eine vermehrte Sekretabscheidung zur Folge hat. Andere Strukturen wiederum und vielleicht sogar diese Tangorezeptoren selbst üben mechanische Reize auf entsprechende Rezeptoren der weiblichen Mundteile, die wir in genügender Zahl am ventralen Rand des Labrums, der Innenwand der Ligula und an den Laden der Maxillen finden, aus. So sind die Distalfortsätze des *Fasciatus-* und *Marginalis*-Typs in eine dem Sekretgeber genäherte Spitze ausgezogen, die beim letztgenannten Excitator eine Gruppe starker bumerangförmig gekrümmter und in den Fächer der lanzettförmigen Elemente des Sekretgebers eingreifende Borsten trägt (Abb. 30, 31 und 32). Über Zwischenformen lassen sich diese von „normalen" Sensillen der Appendixoberkante ableiten. Allein drei morphologisch sehr verschiedenartige Komponenten sind am emporgezogenen Innenrand des *Bipunctatus*-Excitators zu unterscheiden. So wird seine abgerundete, nach oben weisende Spitze von einer gewölbten Membran gekrönt, deren AR-seitiger Rand nicht glatt ist, sondern wie abgefressen erscheint (Abb. 43) und der wir eine mechanische Wirkung auf weibliche Rezeptoren zuschreiben dürfen. IR-seitig entspringt unterhalb dieses membranösen Stimulators ein Schopf langer Sensillen. Schließlich ist dem sekretgebenden Setenpinsel ein Feld kräftiger, sehr starr fixierter Hakenborsten vorgelagert, die ebenfalls als Stimulatoren anzusehen sind, kaum innerviert sein dürften und in denen, schreibt man der im Drüsenkomplex verlaufenden Chitinspange etwa eine funktionelle Bedeutung zu, die Angriffsstelle eines beim Biß des ♀ mechanisch auf das sezernierende Gewebe wirkenden Hebelapparates (Chitinspange) vermutet werden könnte. Der Distalappendix des *Pulicarius*-Typs entwächst mit schmaler Basis als senkrecht stehende Platte dem IR-seitigen Organboden.

Beim Zugriff des weiblichen Partners wird die nach vorn-AR-seitig zeigende, stärker sklerotisierte Wandung der beiden leicht schräg gestellten Appendices von dessen Mundteilen erfaßt. Ein am IR-seitigen Ende der Appendixoberkante stehender Setenschopf ist mit Sinneszellen verbunden, deren proximale Neurite sich zu einem in den Distalfortsatz eintretenden Nerv vereinigen (Abb. 24). Dieser Setenschopf (Abb. 21) liegt dem Haarpinsel des Sekretgebers dicht an (Abb. 15). Unter den Anhängen monoappendicaler Elytralorgane versieht der hochentwickelte *Coccineus*-Appendix alle jene beim diappendicalen Excitator auf Sekretgeber und Distalappendix entfallenden Funktionen, wie wir aus den morphologischen Befunden zu entnehmen vermögen, in jeder Hinsicht. Es ist daher keineswegs berechtigt, wenn Evers (1956) den Excitator dieses Typs als „klein, primitiv und verkümmert" bezeichnet. Dieser bei leichter Neigung nach vorn aufsteigende, sklerotisierte Appendix ist seitlich abgeflacht und bietet mit der AR-seitigen Wand seines verbreiterten Mittelabschnittes den weiblichen Mundteilen eine gute Angriffsfläche. IR-seitig inserieren die innervierten Haare eines weit über die Appendixspitze hinausragenden Pinsels, in dessen Basalbereich der Austrittsporus des Sekretkanals liegt. Somit sind sekretdarbietende und tangorezeptorische Komponente in dieser Differenzierung vereinigt. Den das ♀ mechanisch stimulierenden Anteil sehe ich in der stark und unregelmäßig gezähnten Kante des oberen Appendixabschnittes und einem IR-seitig lokalisierten Feld kuticularer, oft zweispitziger Trichome (Abb. 53). Derartige kuticulare Bildungen zeigt der sehr lange, schmale und ebenfalls seitlich abgeflachte Appendix des *Charopus flavipes*-Excitators in höchst eindrucksvoller Weise. Eine Vielzahl verschiedenartiger Trichome bedeckt den AR-seitigen Anteil des vorwiegend weichhäutigen, membranösen Integuments (Abb. 83, 84 und 86). Selbst die in einer Rinne der Appendixvorderkante zu einem sekretdarreichenden Schopf emporsteigenden Seten sind mit tuberkelförmigen Strukturierungen versehen (Abb. 85) und damit vielleicht (s. S. 461) in die starke Betonung des mechanostimulatorischen Faktors mit einbezogen. Innervierung und ein sich der Deutung als Widerlager für weibliche Mundteile anbietender Abschnitt fehlen diesem Appendix jedoch. Der für die Elytralorgane des *Marginellus*-Typs charakteristische griffelartige Appendix geht nahe dem Organboden aus der Absturzwand hervor und ragt waagerecht, allerdings etwas schräg ansteigend, mit seiner in zwei Zungen gespaltenen Spitze nach hinten. Bis auf einen IR-seitigen membranösen Schlitz ist dieser tiefschwarze Anhang stark sklerotisiert, so daß er in seiner ganzen Ausdehnung dem Zugriff der weiblichen Mundteile genügend Widerstand entgegenzusetzen vermag. Zwischen den Haarelementen eines IR-seitig sich nach hinten fortsetzenden und unter der oberen Zunge hervortretenden

Setenschopfes mündet der Sekretkanal aus. Die sehr stabile, seitlich abgeflachte untere Zunge der Appendixspitze trägt an ihrem Vorderrand ebenfalls einen langen Haarschopf, dessen Innervierung noch nicht eindeutig erwiesen ist. Will man in diesen eventuellen Tangorezeptoren auch die mechanostimulatorische Komponente dieses Appendix sehen, dann muß zweifellos auch die ventrale Zunge selbst in diesem Sinne verstanden werden.

Während des Organbisses erregt das ♂ nicht nur appendicale Tangorezeptoren, sondern auch Tastsensillen der übrigen Excitatorenregion. Die Flügeldecken vieler Malachiiden sind gleichmäßig mit feinen kurzen und kräftigen langen Haaren besetzt, die, wie an aufgehellten *Malachius marginellus*-Elytren ersichtlich war, stets mit bipolaren Sinnesnervenzellen in Verbindung stehen. Diese Sensilla trichodea sollen künftig als Mikro- und Makrosensillen unterschieden werden[1]. Sowohl beim Auftreten beider Typen als auch dort, wo sich die Sensillenbestückung vorwiegend aus Mikrosensillen zusammensetzt, ist der sekretgebernahe Abschnitt der Absturzkante immer mit einer auffallenden Makrosensillengruppe versehen, die beim *Marginellus*-Typ von einem nach hinten gerichteten elytralen Vorsprung („Sensillenträger") getragen, eine besondere Exponierung erfährt. Jedoch auch am Außenrand des Organbodens in unmittelbarer Nähe der Elytrenspitze können Gruppen von Makrosensillen auftreten, deren tangorezeptorische Funktion während des Excitatorenbisses nicht zu bezweifeln ist (*Pulicarius*-Typ, Abb. 14 und 15; *Marginellus*-Typ, Abb. 55, 56, 63 und 70). Auch auf dem Organboden lokalisierte Mikrosensillen (*Bipunctatus*-Typ, Abb. 42; *Marginellus*-Typ, Abb. 57) dürften im Dienste der Vermittlung derartiger Reize stehen. Hiervon abweichende Verhältnisse müssen wir für den *Flavipes*-Typ feststellen, durch dessen überlangen Appendix eine direkte Berührung elytraler Sensillen ausgeschlossen ist oder zumindest nicht mit Sicherheit gewährleistet wird. Hier fehlt daher eine entsprechende Gruppe von Makrosensillen, dafür aber wird der Appendix an seiner Basis von langen, aufrecht stehenden Haarsensillen[2] umgeben, die offenbar ähnlich den Sinneshaaren an der Lithostylbasis von Trachymedusen, durch Lageränderungen des elastisch eingepflanzten Appendix (Abbiegung beim Biß) berührt und erregt werden.

Einen sehr wichtigen Tatbestand, der sich im Laufe meiner Untersuchungen ergab, haben wir jedoch bisher außer acht gelassen. Alle EO-Arten nämlich — mit Ausnahme des einen „Sondertyp" vertretenden *Charopus flavipes* — lassen pro Elytre zwei Drüsenporenfelder erkennen, deren Lokalisation bei den verschiedenen Typen in auffälliger

[1] Diese nichtappendicalen Sensillen werden in den detaillierten Typenbeschreibungen unter „Sensillen" abgehandelt.

[2] Als solche bezeichne ich Sensillen, die in ihrem Habitus den Mikrosensillen entsprechen, diese jedoch an Länge weit übertreffen.

Weise übereinstimmt. Von diesen Orten zusätzlichen Sekretaustrittes ist einer AR-seitig dem Elytrenabsturz vorgelagert, befindet sich damit noch verhältnismäßig weit oberhalb des Organbodenniveaus und kann sogar zu einer deutlich begrenzten Porenplatte — einem Cribellum — ausgebildet sein (*Fasciatus*-Typ), während das andere Porenfeld auf der meist muldenartig vertieften Flügeldeckenspitze zu finden ist. Nur bei den Excitatoren des *Marginellus*-Typs ist letzteres mehr zur Mitte des Organbodens und das proximale Feld in medianer Richtung verschoben. Generell ergibt sich bei Betrachtung des Gesamtorgans das Vorhandensein zweier am medianen Zusammenschluß der Halbexcitatoren hervortretender Appendices, die dicht aneinander liegend eine sekretdarreichende Einheit bilden und eines distalen sowie AR-seitigen Paares sekretabscheidender Porenfelder (Abb. 12). Die sich bei einem solchen Bild aufdrängende Folgerung, daß diese Sekretionsorte den gustorezeptorischen Sensilla basiconica[1] am Epipharynx und den Palpenspitzen des ♀ korreliert sind, wurde durch Einpaßversuche mit weiblichen Köpfen und Beobachtungen während des Beißaktes bestätigt. So werden beim Biß in den Excitator die epipharyngealen Rezeptoren des ♀ durch die Appendices mit den Organsekret in Kontakt gebracht, während gleichzeitig die mit Gustorezeptoren besetzten Spitzen der Palpen die ihnen zugeordneten ebenfalls sezernierenden Porenfelder, distales Labialpalpen-Porenfeld (LP-Porenfeld oder kurz LP-Feld) und AR-seitiges Maxillarpalpen-Porenfeld (MP-Porenfeld), berühren (s. auch Abb. 125). Dieses Prinzip einer *multiloculären Gustorezeptorenreizung* gilt auch für Kopfgruben (s. dort) und wohl nahezu alle Excitatoren, gleich welcher Lokalisationsgruppe sie auch angehören mögen. Daß schon die äußere Gestalt des Excitators auf die Lage der Porenfelder hinzuweisen vermag, demonstriert sehr eindrucksvoll der von Wittmer (1956b) beschriebene afghanische *Hypebaeus coronatus* (Abb. 13), von dem mir eine Paratype in München vorlag. Aber auch ähnliche Organe in anderen Familien (s. *Cerocoma* S. 532), dürften nach diesem Prinzip gebaut sein, wenn sie ihre biologische Aufgabe über den Geschmackssinn des zu stimulierenden Partners erfüllen.

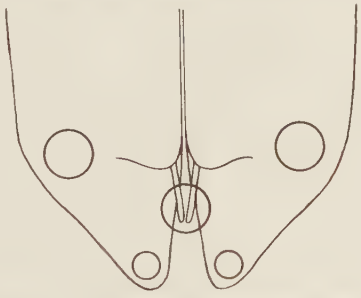


Abb. 12. Die der Mundhöhle und den Palpenspitzen des ♀ korrelierten Sekretionsorte eines Elytralorgans

[1] Daß derartige Chemorezeptoren, wie bereits McIndoo (1914) behauptete, tatsächlich kuticulare Perforationen aufweisen, die den Nervenendigungen direkten Kontakt mit der „Außenwelt" gestatten, wurde 1959 erstmals durch kombinierte licht- und elektronenoptische Untersuchungen nachgewiesen (Slifer, Prestage, Beams).

Die zum MP- und LP-Feld zusammengeschlossenen Drüsenporen gehören in der Regel zwei verschiedenen Typen an, insofern, als der eigentliche Porus — bei einer von außen nach innen fortschreitenden Betrachtungsweise — entweder zunächst in einen engen sich aber dann plötzlich erweiternden Kanal führt, wodurch er in der Aufsicht von einem hellen Hof umgeben ist, oder aber der Kanal in seiner gesamten Ausdehnung englumig bleibt und der Porus auf Grund des Fehlens eines Vorhofes kleiner erscheint. Den LP-Porenfeldern ist ein eigener, die äußerste Flügeldeckenspitze erfüllender oder (*Marginellus*-Typ) in der mittleren Region des Organbodens lokalisierter Drüsenkomplex unterlagert. Über die Verbindung zwischen dem kuticularen Ausführkanal und den Drüsenzellen herrscht noch keine völlige Klarheit. Am *Fasciatus*-Typ konnten feine zum Cribellum ziehende Drüsenkanälchen festgestellt werden, die dem zuleitenden System der Sammelkanäle entsprechen. Ein drittes Porenfeld offenbar geringer Bedeutung findet sich am Organboden dicht hinter der IR-seitigen Einkneifung dreier Excitatoren (*Malachius marginellus*, *M. elegans*, *Coccineus*-Typ), und es wäre, da *M. marginellus* und *Anthocomus coccineus* sich durch einen sehr langandauernden Beißakt des ♀ auszeichnen, denkbar, daß durch in dieser Zeit vorgenommene Palpenverlagerungen auch an jener Stelle Kontakt aufgenommen wird oder gar zu klein geratene ♂, ♀ in diesem „Ersatzfeld" ein darbietendes Korrelat für ihre zu kurzen Palpen finden. Nur von einer Andeutung kann man hinsichtlich des *Flavipes*-MP-Feldes sprechen, und auch für das wohlausgebildete LP-Porenfeld bleibt es, vergegenwärtigt man sich die außerordentliche Appendixlänge, fraglich, ob es von den Labialpalpen des ♀ überhaupt erreicht wird. In der starken Betonung der mechanostimulatorischen Komponente könnte hier quasi ein Ausgleich für das Fehlen palpaler Gustorezeption gesehen werden.

Abb. 13. *Hypebaeus coronatus* WITTM., ♂. Elytralorgan nach WITTMER (1956b)

2. Organbeschreibungen

a) Diappendicale Elytralorgane

Pulicarius-Typ. Der untersuchte Repräsentant dieses in der Gattung *Axinotarsus* MOTSCH. auftretenden Excitatorentyps ist *A. pulicarius* F.

Den gleichen Organtyp zeigen unter anderem die ♂♂ von *A. ruficollis* Oliv. (südl. Nordeuropa, Süd- und Mitteleuropa, Nordafrika), *A. nigritarsis* Ab. d. P. (Pyrenäenhalbinsel, Algier) und *A. tristiculus* Kr. (Spanien, Sardinien).

Abb. 14. *Axinotarsus pulicarius*, ♂. Linkes Halborgan in der Aufsicht. 110:1

Eidonomie (Abb. 14, 15 und 16). Die Elytren enden wie auch beim ♀ caudal mit einer gelben Zone. Schräg aufsteigend vom Außen- zum Innenrand der Flügeldecke verläuft die Farbgrenze. IR-seitig fällt die Elytre ziemlich stark zu der in diesem Bereich nahezu waagerecht verlaufenden Absturzkante ab. Letztere zieht von der Elytrenmitte beginnend schräg nach hinten zum Elytrenaußenrand und zeigt in diesem Abschnitt wulstartige Ausbildung. Der auf die Absturzwand folgende äußerst dünnwandige und fast farblose Organboden fällt in Richtung Elytreninnenrand und Flügeldeckenspitze ab, stärker noch als dies in

Abb. 14 darzustellen gelang. Die Elytrenspitze läßt eine muldenförmige Vertiefung erkennen. IR-seitig wird durch einen tiefen Einschnitt vom Organboden ein schmales, nach hinten gerichtetes Stück abgegliedert,

Abb. 15. *Axinotarsus pulicarius*, ♂. Rechtes Halborgan, Innenrandseite. 120:1

dessen dorsale Sklerotisierung an der Absturzwand beginnt und sich caudal zu dem mit einem flachen Haarpinsel besetzten Sekretgeber emanzipiert, der dann schräg nach oben-hinten umbiegt (Abb. 15). Der plattenartige Distalappendix wächst IR-seitig nahezu senkrecht, mit leichter schräger Neigung nach hinten, aus dem Organboden heraus und trägt IR-seitig einen Setenschopf.

Sensillen. Der dunkel pigmentierte Teil der Elytre ist gleichmäßig mit Makro- und Mikrosensillen[1] besetzt. Die schräg nach hinten emporstehenden Makrosensillen sind an ihrer Basis von mehreren Drüsenporen konzentrisch umstellt. Nicht caudalwärts, sondern zum Elytrenaußenrand weisen die Spitzen der Mikrosensillen. In dieser Richtung liegen auch die ihrer Insertionsstelle zugeordneten eine oder zwei Drüsenporen, die jedoch einer Mikrosensille auch fehlen können. Die an ihrer

Abb. 16. *Axinotarsus pulicarius*, ♂. Rechtes Halborgan von hinten gesehen. 125:1

Basis 6 μ breiten Makrosensillen messen in ihrer Längenausdehnung 97—165 μ (im Durchschnitt etwa 150 μ). Die Längenmaße der an der Basis 2—2.5 μ breiten Mikrosensillen liegen zwischen 39 und 50 μ. In jenem der Absturzkante vorgelagerten Teil des gelben Spitzenbereichs zeigen die Makrosensillen unregelmäßige Verteilung. Der Mikrosensillenbesatz reicht zwar noch über die Farbgrenze hinaus, wird aber dann immer spärlicher. Das MP-Porenfeld ist völlig frei von Mikrosensillen. An der Absturzkante im Bereiche des Sekretgebers gehäuft auftretende Makrosensillen und die auf einer Verdickung des AR-seitigen Organbodenrandes neben der Flügeldeckenspitze inserierende Gruppe überlanger Sensillen (bis 250 μ) dürften während des weiblichen Organbisses erregt werden.

Drüsenkomplexe und Sammelkanäle (Abb. 17). Der im gelben Bereich liegende Hauptdrüsenkomplex erstreckt sich bis zum Elytrenabsturz, schließt aber nicht unmittelbar an die Farbgrenze an. Zwei den

[1] In den Halbtonbildern der Excitatoren bleiben die Mikrosensillen in der Regel unberücksichtigt.

mittleren und AR-seitigen Bereich des Drüsenkomplexes durchziehende Sammelkanäle vereinigen sich ungefähr in Höhe der Absturzkante zum Hauptsammelkanal, in den kurz vor der Ausmündung an der Spitze des Sekretgebers ein den Drüsenkomplex IR-seitig von vorn nach hinten durchziehender Sammelkanal einmündet (s. Abb. 17a). Über dem zweiten, in der Elytrenspitze befindlichen Drüsenkomplex liegt das LP-Porenfeld. In die Sammelkanäle münden, häufig zu Bündeln angeordnet, feine Drüsenkanälchen ein (Abb. 19). Mitunter werden sie von einem kurzen, blinden Seitenzweig des Sammelkanals aufgenommen. Auch die Sammelkanäle selbst enden blind geschlossen im Drüsengewebe. Stets mündet in dieses Kanalende ein Bündel der feinen Kanälchen. Sammelkanäle und Drüsenkomplex sind nie gleichzeitig sichtbar. Darstellungen wie die der Abb. 17 sind Kombinationen auf verschiedene Weise gewonnener Ergebnisse. Nur einmal gelang es die dorsale Gewebsschicht abzutragen und die in den Drüsenkomplex eingebetteten Kanäle sichtbar zu machen (Abb. 19).

Abb. 17a u. b. *Axinotarsus pulicarius*, ♂. Rechtes Halborgan. a Drüsenkomplexe und Sammelkanäle, b Porenfelder. *Sk* Sammelkanal; *Dk* Drüsenkomplex; *Sg* Sekretgeber; *Da* Distalappendix; *MP* Maxillarpalpen-Porenfeld; *LP* Labialpalpen-Porenfeld

Porenfelder (Abb. 17b und 18). Die Poren beider Felder zeigen die bereits erwähnte plötzliche Erweiterung des zunächst englumigen Porenkanals. Das Foto des MP-Feldes einer linken Elytre (Abb. 18) zeigt in seiner Einstellung nicht die Pori selbst, sondern den erweiterten Teil der Porenkanäle im optischen Schnitt. In beiden Porenfeldern treten jedoch auch kleiner erscheinende Poren auf, deren Kanäle einer solchen Erweiterung entbehren.

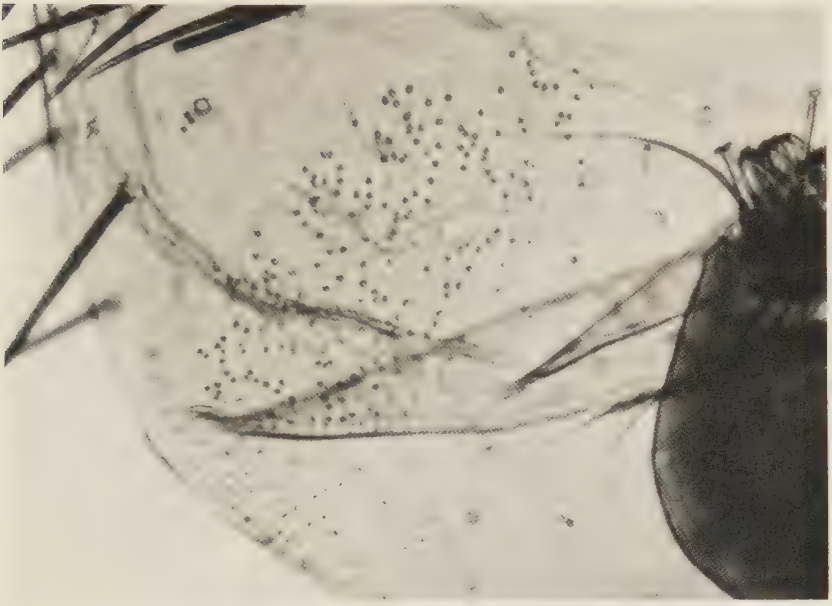


Abb. 18. *Axinotarsus pulicarius*, ♂. MP-Feld, linkes Halborgan. 310:1

Abb. 19. *Axinotarsus pulicarius*, ♂. Eintritt der Sammelkanäle in den Sekretgeber des rechten Halborgans. Kuticula und obere Schicht des Drüsengewebes z. T. entfernt. Die in die Sammelkanäle eintretenden Endabschnitte der Drüsenkanälchen sind erkennbar

Sekretgeber (Abb. 19 und 20). An dem in der Seitenansicht sattelartig aussehenden Sekretgeber (Abb. 15) läßt sich eine dunkel pigmentierte, sklerotisierte und IR-seitig etwas tiefer herabgezogene „Decke“

vom zarthäutigen „Boden", d. h. dem ventralen Integument unterscheiden. Die dorsoventral abgeflachte und vorn gerundete Spitze des Sekretgebers trägt einen flachen, lanzettförmigen Haarpinsel, der in seiner Fläche leicht gewölbt ist, wobei die konkave Seite nach hinten zeigt. Die vorwiegend dorsal entspringenden Setae erreichen bis zu 170 μ Länge, während ihre größte Breite bei etwa 3 μ liegt. Da sie leicht dorsoventral depreß sind, beträgt ihre Dicke in Seitenansicht an der Basis nur 1,5—2 μ. Die Zahl der Seten scheint ziemlich konstant zu sein (ich zählte mehrere Male 23). Eine Innervierung war nicht feststellbar, wie überhaupt ein Nerv in den Sekretgeber nicht einzutreten scheint. Weit vorn an der Spitze des sekretspendenden Appendix vereinigen sich die beiden Sammelkanäle zu einem kurzen gemeinsamen Endstück, das dorsal in unmittelbarer Nähe der Haarfächerbasis unter einer dachartigen Aufwölbung ausmündet (Abb. 19). Nach Chloratren- und KOH-Behandlung erscheinen auf der Dorsalwand des Sekretgebers bei stärkster Vergrößerung feinste punktartige Strukturen, deren Tuberkel- oder Porencharakter dahingestellt bleiben muß.

Abb. 20. *Axinotarsus pulicarius*, ♂. Haarpinsel und Kanalausmündung des Sekretgebers.

Distalappendix (Abb. 21—24). Der Distalappendix wächst, sich nach oben verbreiternd und AR-seitig bogenförmig ausladend, als plattenartig abgeflachtes Gebilde fast senkrecht oder etwas nach hinten geneigt aus dem IR-seitigen Teil des Organbodens. (Länge ohne Haarschopf etwa 250 μ; größte Breite 160—180 μ). Seine Flächen sind annähernd nach vorn und hinten gerichtet. Durch eine individuell verschieden weitgehende Schrägstellung des ganzen Fortsatzes wird dessen Setenschopf dem Sekretgeber genähert. Von der Sklerotisierung der dunkel pigmentierten Vorderwand wird am IR-seitigen Rand eine weichhäutige, helle Zone freigelassen (Abb. 15, 16 und 21). Im Spitzenbereich dieses weichhäutigen Randgebietes entspringt der wieder sklerotisierte, plattenartige Borstenträger, an dessen bogenförmiger Kante der Haarbesatz des Distalappendix seinen Ursprung nimmt (Abb. 21). Der pigmentierte

Hauptteil der Vorderwand zeigt eine feine, offenbar epikuticuläre Tuberkelstruktur[1]. Diese schon bei mittlerer Vergrößerung sichtbaren Tuberkeln sind zu bogenförmigen, der Oberkante parallel laufenden Linien angeordnet, wie dies auf Abb. 21 b angedeutet wurde und auch auf dem Foto der Abb. 22 erkennbar ist. Die Tuberkelbogen können auch auf die weichhäutige Randzone übergreifen; neben der Ursprungsstelle des Setenträgers verlaufen einige Tuberkel-Längslinien. Die Sklerotisierung

Abb. 21 a u. b. *Axinotarsus pulicarius*, ♂. Distalappendix, vordere Fläche (linkes Halborgan). *wZ* weichhäutige Zone; *Gs* Grenze der sklerotisierten Zone; *T* Tuberkeln

der Vorderwand reicht bis zur AR-seitigen und oberen Kante und kann letztere um ein weniges umgreifen. Die Hinterwand ist also unpigmentiert und so dünnhäutig, daß die dunkle Vorderwand hindurchscheint (Abb. 16). Sie ist frei von Tuberkeln, jedoch durch Querfalten ausgezeichnet und mit zehn bis zwölf kurzen Sensillen besetzt, deren Verteilung beliebig ist (Abb. 23). Drei bis fünf lange Haarsensillen stehen auf der Oberkante oder z. T. unterhalb dieser auf der Hinterwand in unmittelbarer Nähe des Haarschopfes. Sowohl die Form des letzteren als auch die

[1] Derartige Tuberkelstrukturen, allerdings nicht linierter Anordnung, zeigt die Elytrenoberfläche aller von mir untersuchten Arten mit Einschluß der ♀♀. Ihr Auftreten scheint bei Coleopteren ohnehin nicht selten zu sein (Richards 1951). Way (1950) fand derartige Bildungen auf der Larvenkuticula einer Schmetterlingsraupe *(Diataraxia oleracea)* und glaubt, daß diese Oberflächenvergrößerung die Flexibilität der Epikuticula erhöht.

Anordnung seiner Einzelelemente verdeutlicht am besten Abb. 21. Die Haare selbst sind drehrund und inserieren nicht streng in einer Reihe. Beim lebenden Tier liegen die Setenapparate des Sekretgebers und des

Abb. 22. *Axinotarsus pulicarius*, ♂. Tuberkelreihen des Distalappendix. 750:1

Distalappendix einander an, wobei der Pinsel des Sekretgebers dem Haarschopf des Distalfortsatzes aufliegen oder sich von hinten an diesen anlehnen kann (Abb. 15). Nach Chloratrenbehandlung wird ein in den Appendix eintretender Nerv sichtbar, der sich in die proximalen Neurite einiger nachweisbarer Sinnesnervenzellen aufspaltet, deren verhältnismäßig langer distaler Fortsatz zur Basis des Setenschopfes zieht, wo eine Gruppe nicht näher diagnostizierbarer birnförmiger Zellen (trichogene

Abb. 23. *Axinotarsus pulicarius*, ♂. Distalappendix (a eines linken, b eines rechten Halborgans), weichhäutige Seite mit Sensillen variabler Verteilung

und tormogene Zellen ?) schwach erkennbar sind (Abb. 24). Bei einem meiner Präparate hatte es den Anschein, als ob sich der eintretende Nerv bereits am Grunde des Fortsatzes in zwei Arme aufspalte. An der tangorezeptorischen Funktion der Schopfseten ist jedenfalls nicht zu zweifeln. Ob sie auch mechanostimulatorisch wirken, ist fraglich, zeigen sie doch hinsichtlich ihrer „Konsistenz" keinerlei Qualitätsunterschiede gegenüber dem ihnen anliegenden Sekretgeberpinsel.

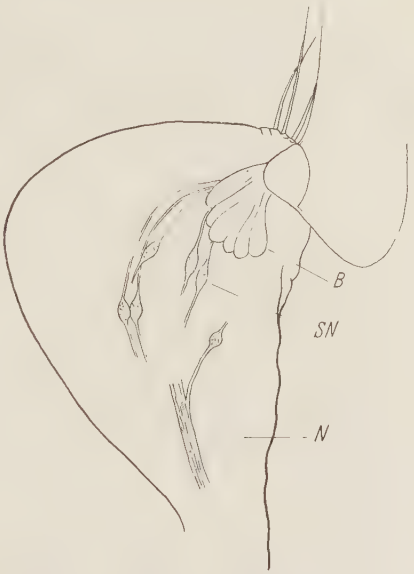


Abb. 24. *Axinotarsus pulicarius*, ♂. Vorderfläche des rechten Distalappendix nach Aufhellung. *B* Birnförmige Zellen, *SN* Sinnesnervenzellen, *N* Nerv

Die großflächigen, weit über den Organboden emporragenden, leicht schräg gestellten Distalfortsätze bieten den weiblichen Mundteilen mit ihren beiden sklerotisierten Vorderwänden eine gute Angriffsfläche. Sie werden bei dem kurzen, ruckartigen Biß des ♀ offenbar von dessen Mandibeln erfaßt; denn nur so ist es möglich, daß das ♂ bei heftigen Beißakten regelrecht nach hinten gerissen wird (Abb. 113 und 114).

EVERS (1948a): EVERS beschreibt in seiner *A. pulicarius*-Abhandlung auch grob die männlichen Flügeldecken und ihre Anhänge. Die von ihm gezeichnete (Abb. 1a) und geschilderte radiäre Streifung des Organbodens existiert jedoch nicht. (Artefakt einer Rücktrocknung in verdünntem Eisessig gequollenen Materials?)

Bezüglich des Distalappendix heißt es bei ihm:

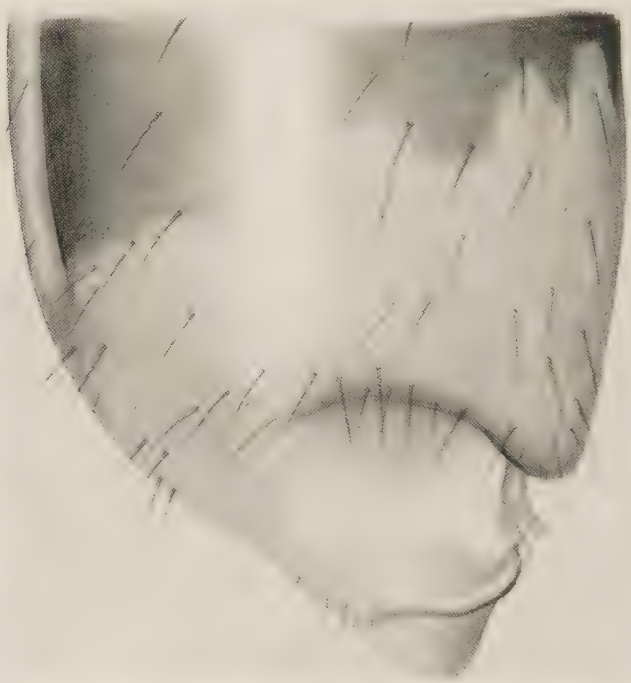


Abb. 25. *Axinotarsus marginalis*, ♂. Linkes Halborgan in der Aufsicht. 135:1

„Das hintere Anhängsel ist spatelförmig. Es ist durch einen dünnen Stiel mit dem Deckflügel verbunden. Das Ende dieses Anhängsels ist sehr stark verbreitert und an einer Kante stärker chitinös und dunkler gefärbt. Auf dem wenig chitinösen blaßgelb gefärbten Teil des Anhängsels befindet sich wiederum ein aus Borstenhaaren bestehendes Haarbüschel."

Nach EVERS sollen sich die beiden Haarbüschel, obwohl sie „sehr dicht beieinander stehen" in „normalem Zustand" nicht berühren.

Marginalis-Typ. Der *Marginalis*-Typ tritt in der Gattung *Axinotarsus* MOTSCH. auf. Er wurde an *A. marginalis* CAST. untersucht. Dem gleichen Typus scheint der Excitator des in Spanien heimischen *A. brevicornis* KR. anzugehören.

Eidonomie (Abb. 25 und 26). Die dunkel gefärbten, grün schillernden Elytren (Länge 2 mm) enden caudal wie beim ♀ mit einer gelben Zone,

deren unregelmäßig gebuchtete Farbgrenze bei jeder Flügeldecke etwas schräg aufsteigend vom Außen- zum Innenrand verläuft. Der zu einer Spitze ausgezogene Endabschnitt der Elytre ist IR-seitig durch eine Einkneifung scharf treppenartig abgesetzt, während AR-seitig die Flügeldecke allmählich zum Organboden hin abfällt. Von einer IR-seitigen, caudal gerichteten Vorwölbung des „oberen" Elytrenteils zieht die Absturzkante in nach hinten offenem Bogen AR-wärts, um nach Überschreitung der Elytrenmitte in den AR-seitigen Abfall überzugehen.

Abb. 26. *Axinotarsus marginalis*, ♂. Rechtes Halborgan, Innenrandseite. 145:1

Unterhalb der IR-seitigen Vorwölbung des Absturzrandes entspringt der Sekretgeber. Er stellt eine mit einem Borstenfächer besetzte Ausstülpung der vertikalen Absturzwand dar, von der er sich durch seine stärkere Sklerotisierung scharf abgrenzt. Unmittelbar vor der dunkel gefärbten, sklerotisierten Elytrenspitze erhebt sich IR-seitig der ebenfalls stärker sklerotisierte und schräg nach oben zum Innenrand gerichtete Distalappendix, der AR-seitig leicht konkav ausgehöhlt ist. Der weichhäutige und dünne Organboden fällt zum Innenrand hin ab, so daß das Gesamtorgan unterhalb der beiden Sekretgeber und der sich ihnen entgegenneigenden Spitzen der Distalappendices seine größte Tiefe aufweist.

Sensillen. Der dunkel gefärbte Elytrenteil trägt Makro- und Mikrosensillen in gleichmäßiger Verteilung. An der Basis der Makrosensillen liegen eine bis drei Drüsenporen; nur selten sind mehrere Poren kreisförmig um die Borstenbasis angeordnet. Während die Makrosensillen schräg aufwärts stehend mit der Spitze nach hinten weisen, zeigen die

Mikrosensillen schräg zum Elytrenaußenrand. In dieser Richtung liegt auch ihr basaler Drüsenporus, der nur selten in Zweizahl auftritt. Die Länge der Makrosensillen schwankt zwischen 41 und 112 μ. Ihre größte Breite an der Basis beträgt 3,5 – 5 μ. Die Mikrosensillenmaße liegen zwischen 28 und 33 μ, ihre größte Breite bei 2,5 μ. In dem bis zum Absturzrand reichenden Teil der gelben Zone zeigen die Makrosensillen eine unregelmäßige, aufgelockerte Verteilung. Zahl und Anordnung sind selbst bei rechter und linker Flügeldecke eines Individuums nicht übereinstimmend. Am Absturzrand kommt es zu einer gewissen Häufung dieser Sensillen, jedoch nicht zur Gruppenbildung. Am IR-seitigen Vorsprung des Absturzes stehen zwischen den Makrosensillen einige kleinere Borsten, die hinsichtlich Größe und Sklerotisierung von den Mikrosensillen abweichen. Schließlich findet sich am Außenrand in Höhe des Distalappendix eine Gruppe mittelgroßer Sensillen. Die Mikrosensillen sind auch in jenem dem Absturz vorgelagerten Teil der gelben Zone gleichmäßig verteilt, mit Ausnahme des von ihnen frei bleibenden MP-Porenfeldes. Am Organboden lassen sich nur einige wenige, ganz vereinzelte Mikrosensillen konstatieren.

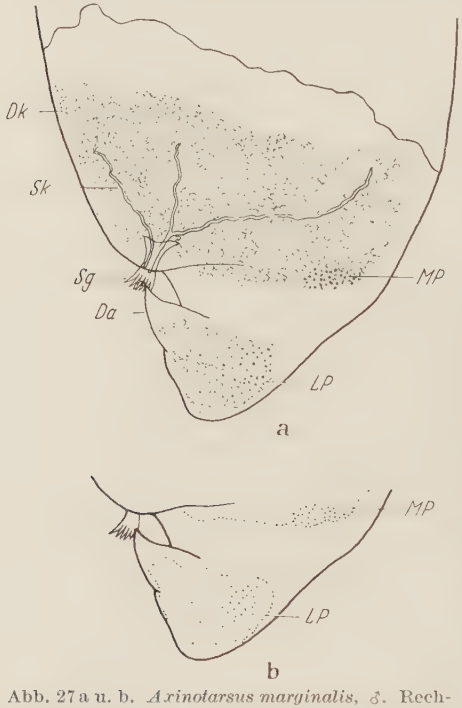


Abb. 27 a u. b. *Axinotarsus marginalis*, ♂. Rechtes Halborgan. a Drüsenkomplexe und Sammelkanäle. b Porenfelder. *Sk* Sammelkanal; *Dk* Drüsenkomplex; *Sg* Sekretgeber; *Da* Distalappendix; *MP* Maxillarpalpen-Porenfeld; *LP* Labialpalpen-Porenfeld

Drüsenkomplexe und Sammelkanäle (Abb. 27 a). Der Hauptdrüsenkomplex liegt in der gelben Zone zwischen Farbgrenze und Elytrenabsturz, schließt aber, wie die Abb. 27 a zeigt, nicht unmittelbar an die Farbgrenze an. Auch AR-seitig reicht er nicht ganz bis zum Elytrenrand. Er versorgt Sekretgeber und MP-Feld mit Sekret. Ein aus dem AR-seitigen Randbezirk des Drüsenkomplexes diesen quer durchziehender Sammelkanal (Durchmesser 4 μ) vereinigt sich vor seinem Eintritt in den Sekretgeber mit einem kürzeren, längs verlaufenden Kanal. Neben diesem unpaaren Kanalabschnitt tritt in den Sekretgeber ein

zweiter, in seinem Gesamtverlauf unverzweigter, IR-seitiger Sammelkanal ein, der im Drüsenkomplex parallel zum Elytrenrand verläuft. Beide Kanäle münden getrennt auf dem Sekretgeber aus. Ein zweiter Drüsenkomplex befindet sich in der äußersten Spitze der Flügeldecke und erstreckt sich noch etwas in den basalen Teil des Distalappendix. Über diesem caudalen Drüsenkomplex liegt das LP-Feld.

Porenfelder (Abb. 27 und 28). Die Poren der beiden Porenfelder führen in einen zunächst englumigen Kanal, der sich dann plötzlich übergangslos stark erweitert. Das Foto (Abb. 28) vom MP-Porenfeld einer rechten, mit KOH vorbehandelten Elytre zeigt die erweiterte Kanalzone im optischen Schnitt.

Abb. 28. *Axinotarsus marginalis*, ♂. MP-Feld, rechtes Halborgan. 147:1

Sekretgeber (Abb. 29). Der verbreiterte Basalteil des Sekretgebers läßt nur eine schwache, der die Lanzettborsten tragende Endabschnitt eine sehr deutliche dorsoventrale Abflachung erkennen. Die lanzettförmigen Borsten stehen dicht nebeneinander, so daß sie sich mit ihrem verbreiterten Basalteil in der Regel gegenseitig überdecken. Sie sind ebenfalls dorsoventral abgeflacht und zeigen, dies gilt vor allem für die AR-seitig liegenden Borsten, eine leichte Biegung in der Horizontalen, die ihre Spitzen ein wenig in Richtung Elytreninnenrand weisen läßt (Abb. 29). Einzelne Borsten scheinen um ein geringes verkantet am Träger zu inserieren. Als größte Breite der Lanzettborsten wurden 4 μ gemessen, ihre Länge beträgt 50–70 μ. Die IR-seitigen Exemplare erreichen in der Regel die größte Ausdehnung.

Die beiden aus dem Drüsenkomplex kommenden Sammelkanäle, den weitlumigeren AR-seitigen könnte man als den Hauptkanal bezeichnen, münden auf der Dorsalseite des Sekretgebers aus. Die Kanalöffnungen

liegen unter dachartigen Aufwölbungen in Form eines Flachbogens (Abb. 29). Die Orte des Sekretaustrittes sind dadurch nach oben abgeschirmt und nur zur Ansatzstelle des Borstenfächers hin geöffnet. Die Lage der Kanalausmündungen zueinander und ihre Entfernung vom borstentragenden Vorderrand des Sekretgebers ist variabel. Dies gilt auch für Lage, Krümmung usw. der in den Appendix eintretenden Kanalendabschnitte.

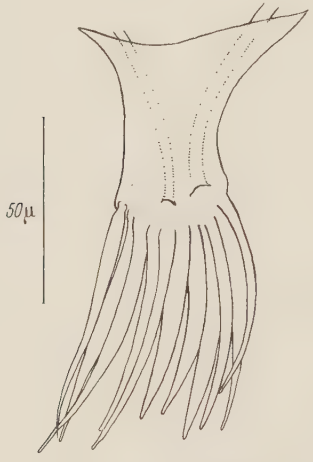


Abb. 29. *Axinotarsus marginalis*, ♂. Sekretgeber (rechtes Halborgan), Dorsalansicht

Abb. 30. *Axinotarsus marginalis*, ♂. Distalappendix (linkes Halborgan), Innenrandseite

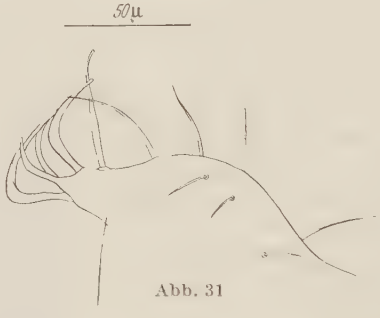


Abb. 31. *Axinotarsus marginalis*, ♂. Distalappendix (linkes Halborgan), Außenrandseite

Es muß dahingestellt bleiben, ob sich das Sekret auf dem Borstenfächer verteilt und diesem damit die Bedeutung einer speziell der Darreichung dienenden Struktur zukommt. Auch eine zusätzliche, den Distalappendix unterstützende mechanische Reizwirkung seitens der Lanzettborsten wäre denkbar. Die ethologischen Ergebnisse müssen jedoch für *A. marginalis* derartige Überlegungen zunächst als überflüssig erscheinen lassen, erwiesen sich doch die ♂♂ dieser Species als ausgesprochene Vergewaltiger und auch ihre Partnerinnen zeigten keinerlei Tendenz von den Organen an den Elytrenspitzen Gebrauch zu machen.

Distalappendix (Abb. 30—32). Die Gestalt des Distalappendix vermitteln die Abb. 25 und 26. Diese beim Organbiß als Widerlager dienende Differenzierung, in die auch ein Nervenstrang eintritt, verjüngt sich cranial zu einer schräg abgestutzten Spitze (Borstenträger), auf der eine Gruppe modifizierter, starrer Borsten inseriert. Abb. 30 und 31

zeigen den Distalappendix zweier Individuen in IR- bzw. AR-seitiger Sicht. Sie lassen erkennen, daß die Borsten eine individuell verschieden starke bumerangartige Krümmung aufweisen, durch die ihre Spitzen mehr oder minder caudal gerichtet sind. Der Mittelteil dieser der mechanischen Erregung des ♀ und wohl auch der Perzeption des Bisses durch das ♂ dienenden Borsten ist lateral kompreß und auf der Konkavseite der Biegung verbreitert und abgeflacht, während die verjüngte Borstenspitze drehrund ausgebildet ist. Die Zahl der zu dieser Gruppe vereinigten Hakenborsten schwankt zwischen fünf und sieben. Bei allen Individuen, die ich untersuchte, folgt der Hakenborstengruppe eine alleinstehende, noch auf dem dorsalen Kamm des Trägers fußende Borste, die morphologisch zwischen den zu beiden Seiten des dorsalen Appendixrandes locker und unregelmäßig angeordneten Sensillen und den Hakenborsten vermittelt. Starr und aufrechtstehend zeigt sie schon, wenn auch in abgeschwächter Form, die für Hakenborsten typische Verbreitung und eine Biegung ihrer Spitze in caudaler Richtung. Ihre Länge beträgt etwa 50 μ.

Die für die Malachiidenelytre offenbar charakteristische Tuberkelstruktur der Epikuticula kommt sowohl dem Sekretgeber als auch dem Distalappendix zu. Während auf dessen IR-seitiger Oberfläche die Tuberkeln jene auch für die übrige Flügeldecke gültige ungerichtete Anordnung zeigen, bilden sie AR-seitig feine Längsreihen, die den in Abb. 31 angedeuteten Verlauf nehmen. Auf dem Borstenträger bleibt auch auf dieser Seite die ungerichtete Verteilung der epikuticulären Strukturen erhalten.

Distalappendix und Sekretgeber sind einander so genähert, daß die Hakenborstengruppe die Lanzettborsten des letzteren berührt, bzw. von unten in den Borstenfächer hineingreift (Abb. 32).

Hoffbauer (1892): Wie schon erwähnt, unterlief Hoffbauer eine Fehlbestimmung. Das von ihm beschriebene „Duftorgan" gehört nicht *Axinotarsus pulicarius*, sondern *A. marginalis* an. Obwohl die Excitatoren beider Arten deutlich typenverschieden sind, wurde dieses Mißgeschick auch von Evers (1948a) nicht bemerkt, der zudem den Textteil der Hoffbauerschen Bearbeitung — Evers: „Leider fehlt in seiner Publikation die Beschreibung" übersah. Hoffbauer gibt mit seiner Fig. 34 ein relativ gutes Bild des Excitators. Allerdings fokusierte er falsch und brachte die Ebenen seines mikroskopischen Bildes völlig durcheinander. So liegt der „untere Zapfen" (= Sekretgeber) bei ihm über der Absturzkante „auf der Flügeloberfläche" und bei den in seiner Abbildung den Organboden bedeckenden Mikrosensillen handelt es sich um die Behaarung des rückwärtigen, ventralen Teils der Elytrenspitze. Auch sah Hoffbauer (Fig. 35) nur den langen Zweig des Hauptsammelkanals, den er fälschlicherweise IR-seitig in den Sekretgeber

eintreten läßt. Sein Befund, daß die Drüsenzellen dem Sammelkanal wie Quirle dicht anliegen, kann auch nicht bestätigt werden. Die Hoffbauerschen Figuren 34 und 35 vereinigte LENGERKEN (1925—1927) zu der unglücklichen Kombination seiner Fig. 43, die von MEIXNER (1934—1935) und EVERS (1948a) übernommen wurde.

Fasciatus-Typ. Den *Fasciatus*-Typ repräsentiert *Anthocomus fasciatus* L., der innerhalb der Gattung *Anthocomus* dem Subgenus *Paremballus* B. D. P. angehört und auf den sich die nachfolgende Beschreibung bezieht. Für den in Südfrankreich und auf der Pyrenäenhalbinsel vorkommenden und zur gleichen Untergattung gestellten *A. fenestratus* LIND. konnte ich den gleichen Excitatorentyp feststellen.

Abb. 32. *Axinotarsus marginalis*, ♂. Appendices eines linken Halborgans in Dorsalansicht. 450:1

Eidonomie (Abb. 33 und 34). Spitzenregion der schwarzen Elytren gelb bis rötlich. Farbgrenze s. Abb. 33. Die Elytre fällt IR-seitig sehr steil zum Organboden hin ab. Im Bereich des allmählich absinkenden AR-seitigen Elytrenteils liegt inmitten einer schwarz pigmentierten Zone das MP-Porenfeld in Form einer wohlbegrenzten, schrägen Platte. Vom hinteren Rand dieses Cribellums beginnend, erfolgt steiler Absturz zum Organboden. Letzterer ist außerordentlich dünnhäutig und durchscheinend. Zur Elytrenspitze hin zeigt er jedoch zunehmende dunkle Pigmentierung und Sklerotisierung („Härtungspigmentierung"). Dieser verfestigte Spitzenabschnitt biegt nach oben um und verbreitet seinen nach oben gerichteten Rand zu einer querovalen napfartigen Vertiefung, in der das LP-Porenfeld liegt. IR-seitig wächst schließlich der dorsal liegende Rand der umgebogenen Flügeldeckenspitze zu einem wenig differenzierten, hakenartigen Distalappendix aus, der sich über das Niveau der Porenmulde erhebt und dessen Gestalt die Seitenansicht einer linken Elytre (Abb. 34) vermittelt. Die sklerotisierte Umbiegung der

Elytrenspitze nach oben setzt sich unterhalb des Distalappendix auch IR-seitig ein Stück fort, um dann den senkrecht emporragenden, leicht nach hinten gebogenen und mit einem Haarschopf besetzten Sekretgeber zu bilden (s. Abb. 34). Dieser dünne, blattartige Appendix ist in seiner Längsachse leicht gewölbt, wobei die Konkavseite nach vorn zeigt. Am lebenden Tier berühren sich die nebeneinanderstehenden Sekretgeber der beiden Elytren nicht.

Abb. 33. *Anthocomus fasciatus*, ♂. Linkes Halborgan in der Aufsicht. 110:1

Sensillen. Die Sensillenbedeckung der Elytre besteht bis auf wenige eingestreute Makrosensillen an der Elytrenbasis und jene dem Excitatorenbereich genäherten Sensillen aus Mikrosensillen, die auf den pigmentierten Elytrenbezirken dunkel, auf der gelben Querbinde hell gefärbt sind. Ihre Spitzen zeigen entweder caudal oder schräg bzw. waagerecht zum Flügeldeckenaußenrand. In der Lagerichtung sind ihrer Basis Drüsenporen in Ein-, seltener in Zweizahl zugeordnet. Die Mikrosensillen messen in ihrer Länge 38—55 μ, die an der Elytrenbasis eingestreuten Makrosensillen 88—100 μ. In diesem vorderen Elytrenteil finden sich

auch regelmäßig (bei ♂♂ und ♀♀) dem Außenrand genähert zwei überlange, haarartige Sensillen, denen wohl eine besondere Tastfunktion außerhalb des Geschlechtslebens zukommen dürfte. Bei einer größten Breite von nur 2,5 μ erreichen diese „Gigantosensillen" eine Länge von 180 μ. Am Absturz treten neben Mikrosensillen dunkel pigmentierte Makrosensillen in größerer Zahl auf (Abb. 33). Ihre Länge beträgt 60—125 μ. Die Porenplatte wird an ihrer vorderen und AR-seitigen Begrenzung von kurzen, stämmigen Sensillen umstellt.

Abb. 34. *Anthocomus fasciatus*, ♂. Linkes Halborgan, Innenrandseite. 150:1

Drüsenkomplexe und Sammelkanäle (Abb. 35). Der Hauptdrüsenkomplex beginnt — von den Randzonen abgesehen — weit hinter der Farbgrenze. Die nach KOH-Behandlung nur schwer sichtbaren Sammelkanäle sind kurz. Der IR-seitige endet in der Nähe der Flügeldeckeninnenkante, der AR-seitige erreicht mit seinem Ende nicht ganz die Elytrenmitte. Beide führen schräg aufeinander zu, um dann nahezu parallel verlaufend in den Sekretgeber einzutreten, auf dem sie getrennt ausmünden. Die zu den Sammelkanälen führenden Drüsenkanälchen konnten auch bei dieser Art sichtbar gemacht werden. Eine große Zahl dieser feinen Kapillaren sieht man auch zur Porenplatte ziehen.

Porenfelder (Abb. 36). Das MP-Porenfeld ist in Form einer Porenplatte, eines Cribellums ausgebildet. Die ovale Platte liegt in einer dunkel pigmentierten Zone des AR-seitigen Elytrenabsturzes. Während die vorderen Randpartien in die Elytrenfläche übergehen, ist der hintere Rand des Cribellums durch stärkere Chitinisierung etwas erhaben von der Flügeldecke abgesetzt. Die Drüsenporen führen — wie schon für andere Arten beschrieben — in einen zunächst engen, sich aber dann

plötzlich erweiternden Kanal. Das Foto der Abb. 36 zeigt vorwiegend die optischen Schnitte (Durchmesser etwa 2 μ) durch den erweiterten Teil des Porenkanals. Die eigentlichen Pori liegen über oder neben diesen hell erscheinenden „Höfen". Das Foto läßt deutlich erkennen, daß einige Drüsenporen auch außerhalb, jedoch in unmittelbarer Nachbarschaft des Cribellums lokalisiert sind. Der zweite Drüsenkomplex liegt in dem umgeschlagenen Teil der Flügeldeckenspitze unterhalb des in der ovalen

Abb. 35. *Anthocomus fasciatus*, ♂. Drüsenkomplex und Sammelkanäle

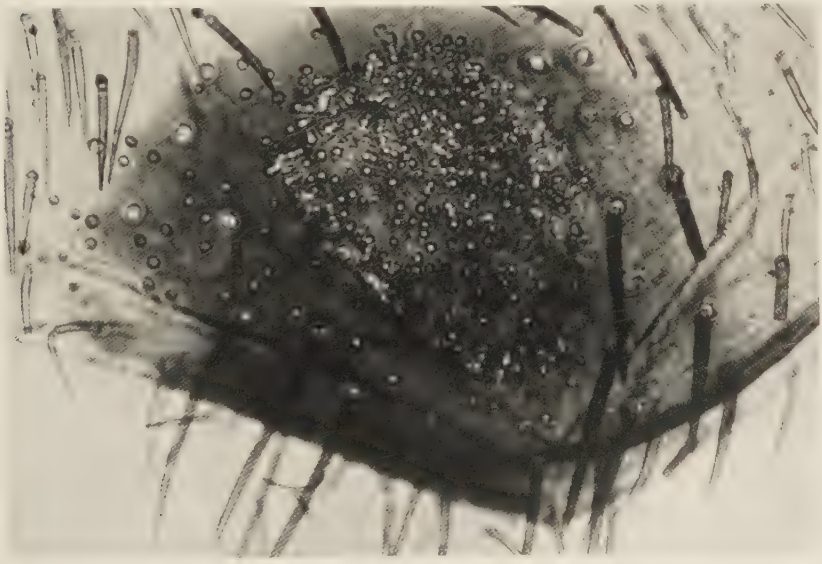


Abb. 36. *Anthocomus fasciatus*, ♂. Porenplatte einer rechten Elytre. 357:1

Vertiefung liegenden LP-Porenfeldes. Einige Drüsenporen sind auch an der mit Mikrosensillen versehenen hinteren[1] und vorderen Wandung der Spitzenumbiegung erkennbar.

[1] Da diese „hintere Wand" des Spitzenumschlages dem ventralen Elytrenintegument angehört, ist auch ihr Mikrosensillenbesatz ein Teil der bei Malachiiden üblichen rückwärtigen, ventralen Behaarung der Flügeldeckenspitze.

Sekretgeber (Abb. 37 und 38). Der Sekretgeber verjüngt sich zu einer abgestumpften Spitze. Seine IR-seitige Kante steigt gerade oder etwas einwärts gebogen empor, während der AR-seitige Rand bogenförmig auslädt, wie dies die Abb. 37 und 38 deutlich machen. Die nach hinten gerichtete Fläche ist dunkelbraun pigmentiert und sklerotisiert, das nach vorn gerichtete Integument dünnhäutig und nahezu farblos. Die Setae des Sekretgebers vereinigen sich eng aneinander gelegt zu einem spitz zulaufenden, nach vorn gebogenen Schopf (Abb. 34). Fast alle ihre Ursprungsstellen sowie auch die Ausmündungen der beiden Sammelkanäle befinden sich auf der nach vorn gerichteten Wand des Appendix. Die dachartig überwölbten Ausmündungen der beiden in den Sekret geber eingetretenen Kanalendabschnitte liegen weit auseinander (Abb. 37). Ob das kürzere, AR-seitiger mündende Endstück dem AR-seitigen und das weiter spitzenwärts reichende dem IR-seitigen Sammelkanal angehört oder umgekehrt, war leider nicht feststellbar. Für den äußeren Durchmesser der Kanäle wurden 3 μ, für den inneren 1 μ gemessen. Die abgeflachten Einzelelemente des Haarschopfes, deren größte Breite 6 μ erreichen kann, inserieren durchaus nicht alle an der Spitze des Sekretgebers, sondern einige (fünf bis acht) besonders lange Seten nehmen in einer IR-seitig bis zur Appendixmitte reichenden Reihe ihren Ursprung. Ein kleiner Teil der an der Spitze stehenden Schopfhaare entspringt schließlich an der Hinterwand der Sekretgeberspitze. Die zwischen diesen Haarelementen und den Kanalausmündungen bestehenden Lagebeziehungen (Abb. 37) lassen kaum die Möglichkeit einer kapillaren Sekretaufnahme erkennen. Ein „Hineinstreifen" des sezernierten Stoffes in den Haarschopf durch die Manipulationen des ♀ wäre jedoch nicht ausgeschlossen, womit dem Sekretgeberschopf doch noch eine gewisse Rolle bei der Darreichung der Geschmackssubstanz zukäme. Die Innervierung seiner Seten bleibt fraglich. Zahl (zwei bis zwölf) und Anordnung einer die AR-seitige Hälfte des Sekretgebers besetzenden Gruppe kleiner, stiftförmiger Seten, sind außerordentlich variabel. Dies gilt allerdings auch für die längeren Seten des Schopfes und die Lage der Kanalausmündungen. Diese Variabilität trifft, wie dies die Gegenüberstellungen der Abb. 38 veranschaulichen, auch für rechte und linke Elytre eines Individuums zu.

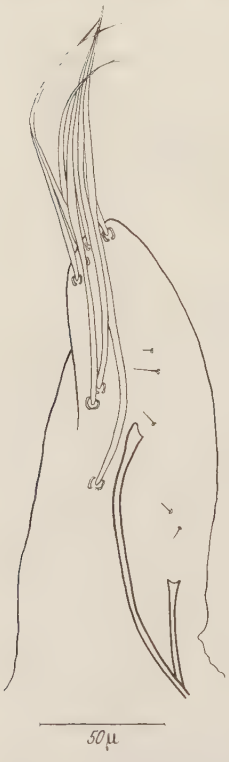


Abb. 37. *Anthocomus fasciatus*, ♂. Sekretgeber (linkes Halborgan). Vorderseite

Distalappendix (Abb. 34). Der unter „Eidonomie" gegebenen Beschreibung dieses Appendix ist nur hinzuzufügen, daß dieser IR-seitig einen feinen Haarbesatz aufweist.

Bipunctatus-Typ. Diesem an *Anthocomus bipunctatus* Harr. untersuchten Typ gehören unter anderem die Excitatoren von *Anth. miniatus* Kol. (Griechenland, Südrußland, Kaukasus, Syrien, Palästina) und *Anth. pupillatus* Ab. d. P. (Kaukasus, Kleinasien, Syrien) an. Alle diese Arten werden in das Subgenus *Neotrotus* Ab. d. P. gestellt.

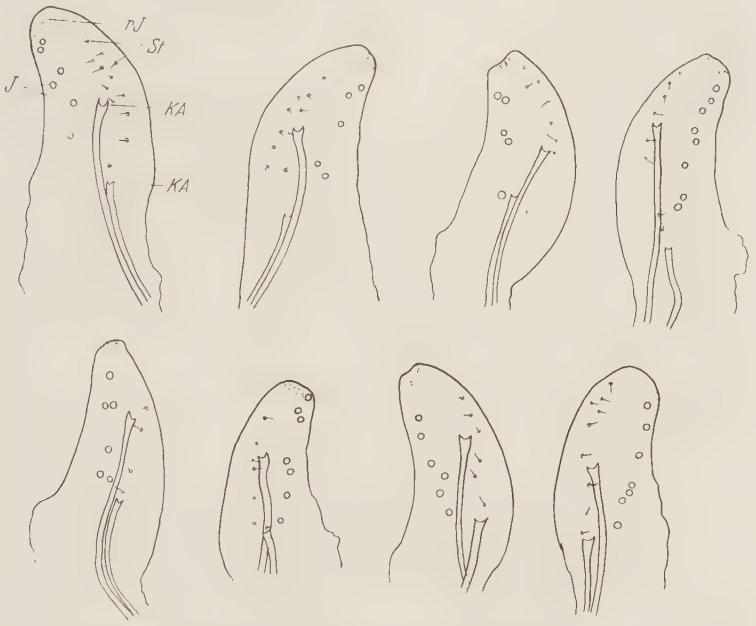


Abb. 38. *Anthocomus fasciatus*, ♂. Linker und rechter Sekretgeber von vier Individuen. *I* Insertionen der Schopfseten; *rI* rückwärtige Insertionen; *St* stiftchenförmige Seten; *KA* Kanalausmündungen

Eidonomie (Abb. 39 und 40). Die Farbgrenze zwischen dem gelbroten Caudalabschnitt und der schwarzen mittleren Querbinde der Elytre verläuft bogenförmig. Der Abfall der Flügeldecke zum Absturzrand ist IR-seitig besonders stark und in diesem Bereich durch eine Eindellung, die in Abb. 39 etwas zu scharf begrenzt dargestellt wurde, gekennzeichnet. Sehr schräg verläuft die Absturzkante vom Innenrand bis zur Elytrenmitte, um dann in stumpfem Winkel, wie dies Abb. 39 verdeutlicht, zum Flügeldeckenaußenrand zu ziehen. Der auf die Absturzwand folgende dünnhäutige Organboden erreicht in der Mitte seine größte Tiefe und steigt zu der mit einer muldenförmigen Vertiefung versehenen, sklerotisierten und dunkel pigmentierten Elytrenspitze etwas an. Sein Innenrand ist, wie die Seitenansicht der Abb. 40 zeigt, zu einem

nach oben gerichteten, pigmentierten Fortsatz mit abgerundeter Spitze ausgezogen. Dieser Distalappendix erscheint in der Aufsicht der Abb. 39 etwas verflacht, und auch die Insertionsstelle des noch zu erwähnenden Haarpinsels ist hier nicht sichtbar, im Gegensatz zu dem Bild, das die

Abb. 39. *Anthocomus bipunctatus*, ♂. Linkes Halborgan in der Aufsicht. 126:1

Elytre am Käfer bietet. Die Flügeldecke wurde beim Zeichnen flach auf dem Substrat befestigt, während unter normalen Verhältnissen ihr Außenrand wesentlich tiefer als der gehobene innere liegt. Durch diese Hebung der IR-seitigen Partien wird bei der Betrachtung eines ♂ unter dem Stereomikroskop auch der dem Pinsel seinen Ursprung verleihende Teil des Organbodens sichtbar, und der Distalappendix steigt steiler empor. Die Darstellungsweise unserer Abb. 39 hat jedoch den Vorteil,

das Hakenborstenfeld in besserer Sicht zu zeigen, und ihr Mangel wird schließlich durch die Seitenansicht der Abb. 40 genügend ausgeglichen. Die Spitze des Distalappendix trägt eine durchsichtige Membran, und an seiner IR-seitigen Fläche entspringt ein Borstenschopf (Abb. 43 und 44). An der AR-seitigen, zwischen membranbesetzter Spitze und Absturzkante liegenden Wand des zu diesem Fortsatz emporgezogenen

Abb. 40. *Anthocomus bipunctatus*, ♂. Rechtes Halborgan, Innenrandseite. 130:1

Organbodens befindet sich eine höchst eigenartige Differenzierung, nämlich ein Feld starrer, zum Elytrenaußenrand gekrümmter Borsten. Dieses „Hakenborstenfeld" und die Spitze des Distalappendix bilden in ihrer Gesamtheit die mechanostimulatorische Komponente des Excitators. Direkt vom Organboden unterhalb der Absturzkante wächst, leicht caudal geneigt, ein aus einer Unzahl feinster Haare zusammengesetzter Pinsel empor, dessen Spitze nach vorn umgebogen ist: der Sekretgeber.

Sensillen. Die Elytren sind mit nahezu gleichartigen, hell gefärbten Mikrosensillen bedeckt, die in ihrer größten Breite 2 μ messen und deren Längenausdehnung zwischen 30 und 38 μ liegt. Nur im basalen Abschnitt der Elytre sind die Mikrosensillen etwas länger und neigen

vor allem zu Verbreiterung und stärkerer Krümmung. Für sie wurde eine Breite von 3 μ und Längen von 38—40 μ gemessen. Es tritt hier jedoch auch eine AR-seitige Gigantosensille (Länge über 100 μ) auf, und dem Innenrand genähert können zwei bis drei echte Makrosensillen (Breite 4 μ, Länge 65—70 μ) ihren Ursprung nehmen. Die Spitzen der Mikrosensillen, in deren Lagerichtung an der Basis eine bis zwei Drüsenporen lokalisiert sind, zeigen caudal; im letzten Drittel der Flügeldecke weisen sie jedoch schräg oder direkt zum Elytrenaußenrand. Im Gebiet des Drüsenkomplexes überwiegen Mikrosensillen mit zwei Drüsenporen. Eine der Perzeption des weiblichen Bisses dienende Makrosensillengruppe ist in Abb. 39 dort erkennbar, wo die Absturzkante umbiegend einen leichten Vorsprung bildet. Die Breite dieser Borsten beträgt 3—5 μ, ihre Länge 44—63 μ. Feine Haarsensillen entspringen an Absturzwand und Organboden. Wie Abbildung 42 zeigt, lassen sich hier deutlich zwei durch Lokalisation und vor allem den Haargrubendurchmesser eigenständig erscheinende Gruppen unterscheiden; so jene der Absturzwand angehörenden oder ihr genäherten Sensillen, die durch den beträchtlichen Durchmesser ihrer

Abb. 41. *Anthocomus bipunctatus*, ♂. Drüsenkomplexe

Abb. 42. *Anthocomus bipunctatus*, ♀. Topographische Darstellung eines linken Halborgans. *Sk* Sammelkanal; *Sp* Spange; *Hs* Haarschopf; *Zs* Zwischensensillen; *Hbf* Hakenborstenfeld; *Ss* Setenschopf; *Has* Haarsensillen, *MP* Maxillarpalpen-Porenfeld (MP-Feld); *LP* Labialpalpen-Porenfeld (LP-Feld)

basalen Grube (6 μ) auffallen und bei einer größten Breite von 1,5—2,5 μ, 38—63 μ Länge erreichen. Bei dem unserer Zeichnung zugrunde liegenden Exemplar befand sich zwischen dieser Gruppe und dem Hakenborstenfeld eine stärkere, gekrümmte Borste (Breite 4 μ, Länge 43 μ), die sich geradezu als vermittelnder Typ zwischen diesen Sensillen und den von ihnen vielleicht ableitbaren Hakenborsten anbietet. Die Haarsensillen der zweiten Gruppe (Haargrubendurchmesser 5 μ) sind bis zu 88 μ lang.

Abb. 43. *Anthocomus bipunctatus*, (♂. Membran und Setenschopf des Distalappendix linkes Halborgan)

Drüsenkomplexe und Sammelkanäle (Abb. 41 und 42). Der Hauptdrüsenkomplex verläuft in der Aufsicht parallel der Absturzkante und nimmt nur das letzte Drittel des an der Farbgrenze beginnenden gelben Feldes ein (Abb. 41). Lediglich AR-seitig erstreckt sich das Gewebe weiter nach vorn und aus diesem Drüsenbereich führt auch der nur in Einzahl feststellbare Sammelkanal (äußerer Durchmesser 4 μ, innerer 1 μ) zur Basis des Haarpinsels (Abb. 42). Am Sammelkanal treten mitunter Drüsenkanälchen aufnehmende Ausbauchungen auf, die wie Abb. 42 zeigt, zu kurzen Seitenzweigen verlängert sein können.

Porenfelder (Abb. 42). Das MP-Porenfeld am AR-seitigen Elytrenabfall ist nicht in der Art eines Cribellums ausgebildet, sondern entspricht den für die *Axinotarsus*-Arten beschriebenen Verhältnissen. In der länglichen Eintiefung der Flügeldeckenspitze liegt das LP-Porenfeld. Die zu den Poren führenden Kanäle gehören beiden Typen an. Im MP-Porenfeld überwiegt der einglumige Typ.

Sekretgeber (Abb. 39, 40 und 42). Bei *Anth. bipunctatus* übernimmt der bereits eingangs beschriebene Haarpinsel die Rolle des Sekretgebers. Eine Unzahl feiner, etwa 300 μ langer Setae erhebt sich direkt von einer stärker sklerotisierten Region des Organbodens. Hier mündet auch der Sammelkanal an einer leider nicht näher bestimmbaren Stelle aus. Es darf angenommen werden, daß das aus seiner Mündung austretende Sekret von den eng aneinander liegenden Haaren kapillar angesaugt und dadurch dem ♀ beim Biß zugänglich gemacht wird. Nach KOH-Behandlung wird erkennbar, daß in der Elytre eine von der Grundplatte des Haarschopfes ausgehende Chitinspange verläuft (Abb. 42, *Sp*).

Diese eigenartige, innerhalb des Drüsenkomplexes der Absturzwand nach Beschreibung eines Bogens zum Elytreninnenrand emporziehende Differenzierung zeigt unregelmäßige Randpartien und schwankt in ihrer Breite zwischen 4 und 12 μ. Dorsal ist die Spange gewöhnlich rinnenförmig vertieft und in ihrem dem Sekretgeber genäherten Abschnitt läßt sich bei allen Individuen ein variabel gestalteter Auswuchs, meist in Form einer plattenartigen Verbreiterung, erkennen. Für die Deutung dieser Spange als eines funktionslos gewordenen einstigen Sammel-

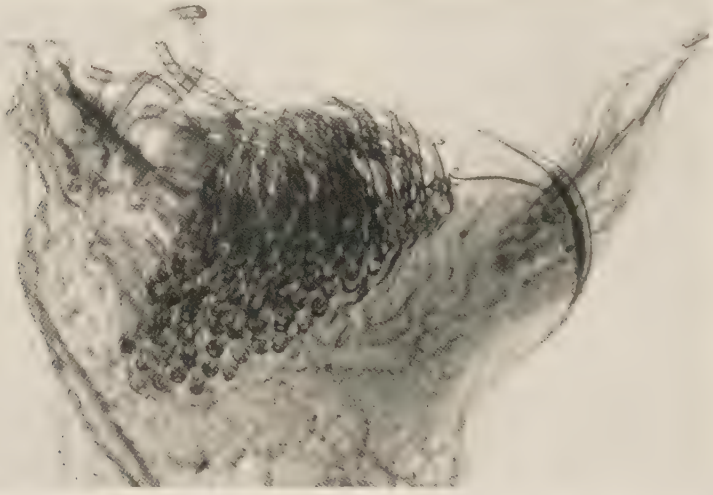


Abb. 44. *Anthocomus bipunctatus*, ♂. Hakenborstenfeld, Membran und Setenschopf des Distalappendix (linkes Halborgan). 336:1

kanals (Drüsenkanälchen münden nicht ein!) sprechen deren Lage und Ausdehnung. Man könnte das vorliegende Gebilde jedoch auch als Rudiment eines „normalen" Sekretgebers auffassen, dessen basales Element nach innen verlagert wurde, ein Evolutionsvorgang, der die starke Verlängerung der nunmehr ihres Trägers beraubten Haarborsten zur Folge hatte. Einem solchen Deutungsversuch steht jedoch die außerordentliche Länge der Chitinspange entgegen. Nur ausreichendes Vergleichsmaterial aus der Untergattung *Neotrotus* könnte hier zu einer Klärung beitragen. Schließlich muß unabhängig von der Evolutionsfrage die Möglichkeit ins Auge gefaßt werden, daß dieser Bildung auch eine funktionelle Bedeutung zukommt. Es wäre denkbar, daß die Spange durch den weiblichen Beißakt (Angriff am Hakenborstenfeld?) eine Lageveränderung erfährt und einen der Sekretabgabe förderlichen Druck auf das Drüsengewebe ausübt.

Distalappendix (Abb. 43—45). Die abgerundete Spitze des Distalappendix trägt eine durchsichtige Membran, die ihn AR-seitig in der

durch Abb. 43 und 44 veranschaulichten Weise überdacht. Auffallend ist ein über das Dach dieser häutigen Differenzierung ziehender pigmentierter Streifen und die unregelmäßige, wie „abgefressen" erscheinende Membrankante. Vor allem für letztere muß eine mechanostimulatorische Wirkung auf die weiblichen Mundteile angenommen werden. Dem IR-seitig entspringenden Schopf langer Seten dürfte tangorezeptorische Funktion zukommen. Einige wenige unbedeutende Mikrosensillen und Drüsenporen im vorderen unteren Abschnitt der IR-seitigen Wand des Distalappendix sollen der Vollständigkeit halber erwähnt sein. Das wesentlichste mechanostimulatorische Element muß im Hakenborstenfeld gesehen werden. Die Hakenborsten (60—100 an der Zahl) sind unelastisch und mehr oder minder stark in AR-seitiger Richtung gekrümmt. Im Bereich dieses Feldes ist der Organboden besonders kräftig sklerotisiert und bildet eine Grundplatte, deren Ausdehnung die Abb. 44 und 45 zeigen. Bei dem der Abb. 45 zugrunde liegenden ♂ fiel eine atypische, gabelartige Hakenborste mit verdoppelter Spitze auf. Eine am Elytrenrand vor dem Hakenborstenfeld liegende sklerotisierte Zone ist durch eine schmale Brücke mit dessen Grundplatte verbunden und gibt einer Gruppe starker, zwischen Hakenborsten und Haarpinsel lokalisierter Seten (Sensillen? Abb. 42, *Zs* = Zwischensensillen) den Ursprung (s. auch Abb. 45).

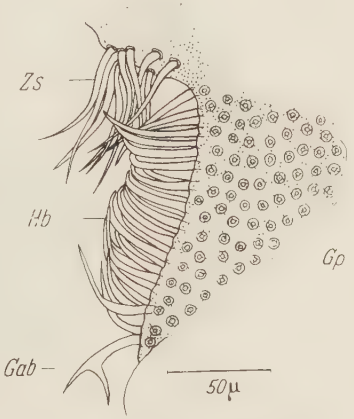


Abb. 45. *Anthocomus bipunctatus*, ♂. Hakenborstenfeld (linkes Halborgan) in Ventralansicht. *Gp* Grundplatte; *Hb* Hakenborsten; *Zs* Zwischensensillen; *Gab* Gabelborste

b) Monoappendicale Elytralorgane

Coccineus-Typ. Den *Coccineus*-Typ vertritt *Anthocomus coccineus* Schall., der als einzige Art das Subgenus *Anthocomus* s. str. repräsentiert. Damit steht innerhalb der Gattung *Anthocomus* den diappendicalen Excitatoren (*Fasciatus*- und *Bipunctatus*-Typ) ein monoappendicales Elytralorgan gegenüber.

Eidonomie (Abb. 46 und 47). Die Elytren sind in ihrer ganzen Ausdehnung mit Ausnahme der schwarz pigmentierten und stark sklerotisierten Spitze rot gefärbt. AR-seitig fällt die Flügeldecke allmählich nach hinten zu ab, am Innenrand neigt sie sich, mit einer Eindellung versehen, zur bogenförmigen Kante der Absturzwand, die sich in den dünnhäutigen, IR-seitig abfallenden Organboden fortsetzt. Die Spitze

der Elytre zeigt die auch bei anderen Malachiidenarten übliche muldenförmige Vertiefung, deren vorderes Drittel jedoch in die sklerotisierte, schwarz gefärbte Zone nicht mit einbezogen ist. Der sehr charakteristische *Coccineus*-Appendix wächst quasi aus dem Innenrand der Spitzenregion empor. Er ist bis auf einen dünnhäutigen, unpigmentierten Streifen des IR-seitigen Integuments dunkelbraun bis schwarz gefärbt und seitlich abgeflacht. Sein Spitzenabschnitt läßt eine Wölbung erkennen, deren konkave Seite zum Elytrenaußenrand gerichtet ist. Da sich dieser Teil ein wenig nach innen neigt, wodurch es zu einer

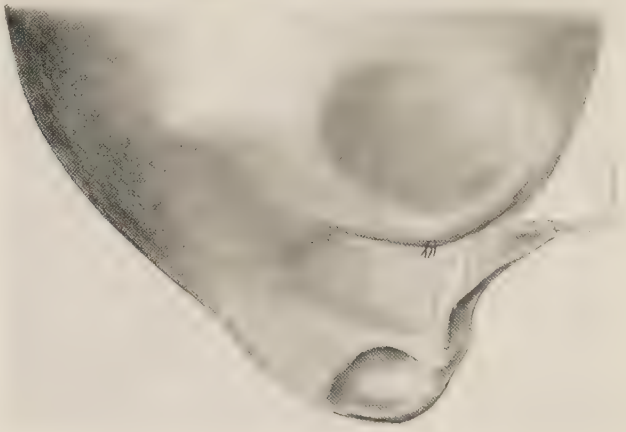


Abb. 46. *Anthocomus coccineus*, ♂. Linkes Halborgan in der Aufsicht. 66:1

leichten Berührung der Appendix-Spitzen der beiden Flügeldecken kommen kann, wird in der Aufsicht die ausgehöhlte Außenfläche sichtbar. Allerdings ist das nicht so weitgehend der Fall wie in Abb. 46, in der die verkürzte Darstellung des auf den Beschauer zukommenden Anhangs nicht in idealer Weise gelang. Der auf der Appendixinnenseite inserierende Haarbesatz vereinigt sich zu einem Schopf, dessen feine Spitze nach vorn zu bogenartig umbiegt.

Sensillen (Abb. 48). Die Elytre wird mit Ausnahme der Excitatorenregion (Abb. 48) ziemlich gleichmäßig von Mikrosensillen bedeckt, die in ihrer größten Breite 3 μ messen und eine Länge von 28 –33 μ erreichen. In Lagerichtung der Haare finden sich an der Basis eine bis zwei, selten drei Drüsenporen. Makrosensillen erheben sich vereinzelt, vor allem in der Nähe des Innenrandes zwischen den Mikrosensillen. Sie erreichen an der Basis eine Breite von etwa 4 μ und sind 43 – 68 μ lang. Auch ihnen sind ein bis zwei Drüsenporen zugeordnet. An der Elytrenbasis befinden sich nahe dem Außenrand (auch beim ♀) eine in ihrer Länge 183 –205 μ messende Gigantosensille. Frei von Mikrosensillen bleiben

— wie aus Abb. 48 erkennbar — drei Bezirke im Excitatorenabschnitt der Flügeldecke. Dies sind ein Feld am AR-seitigen Elytrenabfall, ein großer Teil des vertieften Organbodens und schließlich die Flügeldeckenspitze. Zwischen diesen haarfreien Zonen liegt eine Gruppe von Mikrosensillen (Abb. 48, *Mis*), deren Spitzen zur Mitte des Organbodens gerichtet sind und in deren Bereich die Kuticula eine feine Netzstruktur

Abb. 47. *Anthocomus coccineus*, ♂. Rechtes Halborgan, Innenrandseite. 92:1

aufweist. Die wenigen, den Flügeldeckenaußenrand bis in Spitzennähe begleitenden Mikrosensillen zeichnen sich durch drei oder vier ihnen angehörender Drüsenporen aus. Schon unter dem Stereomikroskop ins Auge fallend, ist eine an der Absturzkante stehende Gruppe von vier bis sechs Makrosensillen (größte Breite 6 μ, Länge etwa 58 μ), die zweifellos während des Organbisses vom ♀ berührt werden (Abb. 48, *Mas*).

Drüsenkomplexe und Sammelkanäle (Abb. 49 und 50). Die Lage der Drüsenkomplexe zeigt Abb. 49. Zwei Sammelkanäle nehmen das Sekret aus dem AR- und IR-seitigen Bereich des Hauptdrüsenkomplexes auf. Sie vereinigen sich ungefähr am Grunde der Absturzwand, in der sie hinab zum Organboden ziehen, zu einem gemeinsamen Kanalabschnitt (äußerer Durchmesser 4 μ), der in den Appendix eintritt und

dort ausmündet. Die schleifenartige Umbiegung des IR-seitigen Sammelkanals der Abb. 50 dürfte nicht den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen. Durch die zur Sichtbarmachung der Kanäle erforderlichen

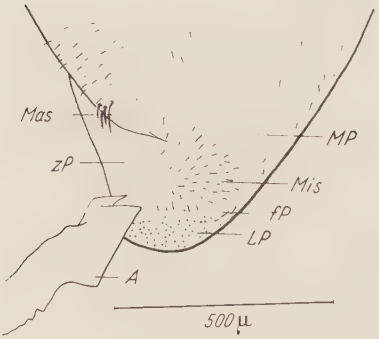


Abb. 48. *Anthocomus coccineus*, ♂. Poren- und Setenverteilung (rechtes Halborgan). *Mis* Mikrosensillen; *Mas* Makrosensillen; *A* Appendix; *MP* MP-Feld; *fP* feine Poren; *LP* LP-Feld; *zP* zusätzliches Drüsenporenfeld

Abb. 49. *Anthocomus coccineus*, ♂. Drüsenkomplexe (rechtes Halborgan). *SkK* Sekretkanal; *N* Nerv

Zerstörung des Drüsengewebes hat hier der Anfangsteil des Sammelkanals seinen Halt verloren und ist zurückgefallen.

Abb. 50

Abb. 50. *Anthocomus coccineus*, ♂. Sammelkanäle (rechtes Halborgan)

Abb. 51

Abb. 51. *Anthocomus coccineus*, ♂. Appendix (linkes Halborgan), Innenrandseite. *IIs* Haarschopf; *N* Nerv; *SkK* Sekretkanal

Porenfelder (Abb. 48). Die Poren des MP-Feldes sind außerordentlich fein und stehen so dicht, daß man den Eindruck einer siebartigen Durchlöcherung des Integuments gewinnt. Diese Poren setzen sich entlang des Elytreninnenrandes bis zum LP-Porenfeld fort. Hier in der Vertiefung

der Flügeldeckenspitze herrschen jedoch „normale" Drüsenporen (mit Kanalerweiterung) vor. Ein dritter Bezirk feinster, jenen des MP-Feldes entsprechender Poren (zP) liegt hinter der Absturzkante. In seinem Bereich fehlt ein ausgesprochener Drüsenkomplex. Ob und in welcher Weise weibliche Mundteile während des bei *Anth. coccineus* sehr lang andauernden und Palpenverlagerungen nicht ausschließenden Organbisses mit ihm Kontakt aufnehmen, bleibt offen.

Appendix (Abb. 47 und 51—54). Die Gestalt des Appendix vermittelt Abb. 47 mit dem Blick auf seine der Nachbarelytre zugewandten Fläche. Die Appendixhinterkante bildet, nachdem sie sich zu einer Spitze ausgezogen hat, eine Stufe, die den oberen Abschnitt caudal deutlich absetzt. Letzterer wölbt sich, wie schon beschrieben, konkav zum Beschauer, so daß seine schmalen und, wie noch gezeigt werden wird, gezähnten Randpartien — dies gilt in besonderem Maße für die nach vorn gerichtete — zum Flügeldeckenaußenrand weisen. Sofort auffallend ist eine dünnhäutige, unpigmentierte schmale Zone, die aus dem Organboden ihren Ursprung nimmt und in einem nach vorn geschwungenen Bogen zur Appendixspitze emporzieht, um, sich mehr und mehr verschmälernd, noch vor dieser zu enden. Den Vorderrand dieses Membranstreifens begrenzt eine Leiste, die ebenfalls noch vor der Spitze ihr Ende findet. Es handelt sich um die stärker sklerotisierte Randzone der anschließenden braun gefärbten Appendixwandung. Auf dieser Leiste inserieren, unterhalb des Höhenniveaus der gegenüberliegenden Stufe beginnend, die einreihig nach oben ziehenden feinen Seten (Länge etwa 260 μ) des sekretaufnehmenden und -darreichenden Schopfes, die schließlich auf die Fläche des Spitzenabschnittes übergehen, der in ihrem Ursprungsbereich höchstens eine leichte Zunahme seiner Sklerotisierung erkennen läßt. Hier kommt es jedoch unter Aufgabe der einreihigen Anordnung zu einer Vermehrung der schopfbildenden Haarelemente. Diesen obliegt neben

Abb. 52 Abb. 53

Abb. 52. *Anthocomus coccineus*, ♂. Ausmündung des Sekretkanals auf der Innenrandseite des Appendix (linkes Halborgan). *Tf* Trichterfurche; *KA* Kanalausmündung; *SL* Andeutung der Setenleiste; *SkK* Sekretkanal

Abb. 53. *Anthocomus coccineus*, ♂. Appendixrand und Trichomfeld. In der Mitte Orientierungsskizze, links entsprechendes Randgebiet eines weiteren Appendixexemplares

der Sekretvermittlung auch Sensillenfunktion, tritt doch neben dem Sekretkanal auch ein Nerv in den Appendix ein. Wie in Abb. 52 dargestellt, mündet der Sekretkanal auf der IR-seitigen Wand zwischen Vorderrand und Setenleiste in eine sich trichterartig erweiternde Furche aus. Diese Region des Sekretaustrittes wird von einer Duplikatur überdacht, deren freier Rand zur Leiste zeigt und mit seiner gerundeten Spitze bis zur Basis der Haarreihe reicht. Die Aufgabe dieses Mündungsdaches dürfte darin liegen, ein Abfließen des Sekretes zu verhindern und den Konnex der festgehaltenen Flüssigkeit mit dem Kapillargefüge des Setenschopfes zu gewährleisten. Der Appendix scheint jedoch, wenn auch in geringster Menge, „autochthones" Sekret abzuscheiden. Den unteren Abschnitt seines Hinterrandes begleiten beiderseitig einige wenige, meist in Gruppen angeordnete Drüsenporen, in deren Nähe nach entsprechender Aufhellung auch Zellelemente nachweisbar sind. Endlich verdienen Vorder- und Hinterrand des oberen Appendixabschnittes, die ja durch dessen Wölbung beide zum Elytrenaußenrand gerichtet sind, besondere Beachtung. Sie weisen eine in ihren Details individuell und auch für rechte und linke Flügeldecke verschiedenartige bizarre Zackung auf (Abb. 53) und müssen als wesentlichste mechanostimulatorische Komponente des *Coccineus*-Excitators aufgefaßt werden. Gleichfalls der mechanischen Reizung des ♀ dient ein Feld dornförmiger oder zweispitziger kuticularer Auswüchse, sog. Trichome, auf der Innenfläche (d.h. IR-seitig) der äußersten Spitze unseres Anhanges. Dieses Dornenfeld erstreckt sich bis in die Zone des Setenschopfes. Unter solchen Trichomen versteht man unechte Haare, die auch als Microtrichia, Chaetoide oder Emergenzen (KÉLER 1955) bezeichnet werden, den echten Haaren oder Setae nicht homolog sind und auch niemals innerviert sein können, so daß über die reine „Reibeisenfunktion" eines solchen Besatzes keine Zweifel bestehen.

Abb. 54. *Anthocomus coccineus*, ♂. Hinterende von der Seite. 40:1

Abb. 54 veranschaulicht schließlich, wie die beiden Appendices bei seitlicher Lupenbetrachtung eines männlichen Käfers erscheinen.

Marginellus-Typ. Dieser Excitatorentyp ist in dem sehr artenreichen Genus *Malachius* F. unter den EO-Species sehr verbreitet. Er konnte an den drei Arten *Malachius marginellus* Oliv., *M. elegans* Oliv., und *M. spinipennis* Germ. untersucht werden. Es ist daher in diesem Falle möglich, aus dem vorliegenden Material einen gemeinsamen und allgemeiner gültigen Typus zu abstrahieren, dessen Darstellung die Beschreibung jener für die einzelnen Species charakteristischen Merkmale folgen soll. Damit wird an Hand dreier typengleicher Excitatoren deren artspezifische Komponente evident.

Aus dem mir zugänglichen Sammlungsmaterial war ersichtlich, daß unter anderem folgende Angehörige der Gattung *Malachius* dem *Marginellus*-Typ zuzuordnen sind:

M. affinis Men. (Südeuropa und südöstliches Mitteleuropa, Kaukasus, Turkestan, Persien, Sibirien, Transbaikalien, Tibet);

M. geniculatus Germ. (Südeuropa und südliches Mitteleuropa, Kleinasien, Syrien, Kaukasus, Turkestan, Persien, Armenien, Transkaspien, Sibirien; Deutschland: Südbayern);

M. spinosus Er. (Südeuropa und stellenweise Mitteleuropa, Nordafrika, Armenien; Deutschland: Südosten, Südwesten);

M. falcifer Ab. d. P. (Südeuropa, Kaukasus, Kleinasien);

M. ambiguus Peyr. (Südosteuropa, Italien);

M. calabrus Baudi (Italien, Sizilien).

Auch der in Armenien gefundene *M. kaszabi* Wittmer darf, nach einer Skizze seines Autors (1958a) zu schließen, hier genannt werden. Die Elytralorgane einer Gruppe von Arten (so z. B. *M. rufus* Oliv., *M. parilis* Er., *M. danieli* Ab. d. P. und *M. versicolor* Fald.) scheinen dem *Marginellus*-Typ sehr nahe zu kommen und sich vorwiegend durch eine starke Abflachung ihres Appendix von diesem zu unterscheiden. Weitere Genusangehörige weisen völlig andersartige EO-Typen auf, so *M. phereclus* Reitt., *M. insignis* Buq. und der durch einen diappendicalen Excitator überraschende *M. abdominalis* F. (s. S. 403).

Eidonomie (Abb. 55, 56, 63, 64, 70 und 74). Der Endabschnitt der dunkel pigmentierten, metallisch grün oder bläulich schillernden Flügeldecken ist zumindest zum Teil gelb bis rötlich gefärbt. Durch eine starke IR-seitige Einkneifung wird eine Absturzkante gebildet, die in einen caudal gerichteten und bei den einzelnen Arten verschieden weit nach hinten reichenden Vorsprung ausgezogen ist. Dieser trägt an seiner Spitze eine Gruppe besonders langer, in den Bereich der zubeißenden weiblichen Mundteile gebrachter Makrosensillen und soll daher „Sensillenträger" genannt werden. AR-seitig geht die Absturzkante in eine Zone mäßigeren Abfalls vom außenrandseitigen Flügeldeckenabschnitt zum Organboden über. Letzterer weist nahe der Elytrenspitze eine mehr oder minder ovale, in den Details ihrer Form und Lage sowie der Pigmentierung artcharakteristische Mulde auf. Diese setzt sich cranial oder

AR-seitig an ihrer tiefsten Stelle durch eine senkrecht abfallende Wandung von dem in diesem Bereich zunächst ansteigenden Organboden scharf ab. Bei jenen Arten, deren caudale Excitatorenregion nicht wie bei *M. elegans* zu einem beträchtlichen Teil in die dunkle Pigmentierung der Elytre mit einbezogen ist, erscheint diese Begrenzung in der Aufsicht

Abb. 55. *Malachius spinipennis*, ♂. Linkes Halborgan in der Aufsicht. 65:1

als eine kleine, bogenförmige „chitinisierte" Spange, und die stärkere Sklerotisierung und Pigmentierung dieser „Steilwand" (oder Porenwand) kann auch auf den unmittelbar vor ihr liegenden Muldenbereich übergreifen. Am Elytreninnenrand entwächst der Absturzwand nahe dem Organboden ein kräftig sklerotisierter, tiefschwarzer griffelartiger Appendix. Dieser auch bei makroskopischer Betrachtung sofort ins Auge fallende Flügeldeckenanhang ragt waagerecht, allerdings etwas schräg ansteigend, nach hinten. Sein Endabschnitt ist AR-seitig und an der äußersten Spitze mit Seten besetzt. Am Käfer berühren sich die Appendices beider Elytren.

Sensillen (Abb. 57). Die Flügeldecke ist bis auf den Excitatorenbereich ziemlich gleichmäßig mit Mikrosensillen und diese an Länge weit übertreffenden Makrosensillen besetzt. Mit Beginn der Farbgrenze wird die Verteilung der Makrosensillen unregelmäßig, ihre Lokalisation ist jedoch weder innerhalb der Art noch für rechte und linke Elytre eines Individuums übereinstimmend. Die Anordnung der Mikrosensillen bleibt bis zur Absturzkante „normal". Nach Aufhellung waren diesen haar- und borstenartigen Elementen angehörende bipolare Sinnes-

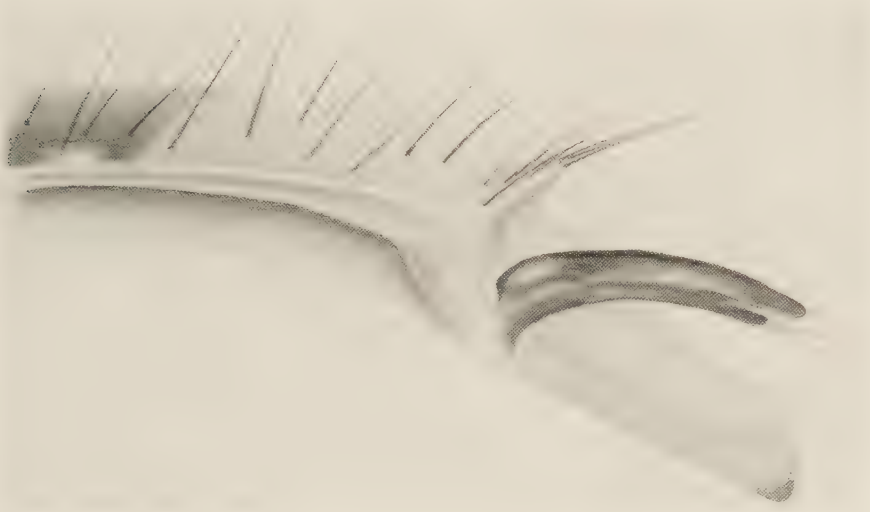


Abb. 56. *Malachius spinipennis*, ♂. Rechtes Halborgan, Innenrandseite. 82:1

nervenzellen gut erkennbar. Auch in den Endabschnitt der Flügeldecke tritt IR- und AR-seitig je ein Nerv ein, zu dem sich die Neurite der den dort befindlichen Seten zugeordneten Sinneszellen vereinigen. Sowohl Makro- als auch Mikrosensillen sind Drüsenporen zugeordnet. Sie entsprechen alle jenem Typ dessen Porus in einen sich später erweiternden Kanal führt. Die Zahl der am Sensillenträger inserierenden Borsten ist ebenfalls nicht nur einer individuellen, sondern auch einer sich auf die Einzelelytre beziehenden Variabilität unterworfen. Eine weitere Anhäufung von Makrosensillen findet sich regelmäßig am Flügeldeckenaußenrand der Mulde des Organbodens gegenüber. Sehr feine, die Mikrosensillen aber an Länge weit übertreffende Seten stehen am Innenrand des Organbodens, auf der äußersten Elytrenspitze und dort, wo die Flügeldecke AR-seitig sich zum Organboden vertieft. Die an *M. marginellus* gegebene topographische Übersicht der Abb. 57 zeigt ihre bis auf wenige Einzelheiten allgemeingültige Lokalisation. Den Sensillen der Innenrandgruppe und auch denen der Flügeldeckenspitze gehören nur

eine oder überhaupt keine Drüsenpore an, während jenen am AR-seitigen Abfall auftretenden Seten drei bis vier derartiger Poren zukommen können. Die muldenförmige Vertiefung ist stets frei von jeglichen Haarelementen.

Drüsenkomplexe und Sammelkanäle (Abb. 58, 65—68, 72 und 76). Der an seiner vorderen Begrenzung mehr oder weniger stark gelappte Drüsenkomplex erfüllt nahezu die ganze Excitatorenzone und erstreckt sich entlang des Elytreninnenrandes auch innerhalb der Art individuell verschieden weit über die Farbgrenze hinaus nach vorn. Im Organboden ist eine den sklerotisierten Muldenabsturz cranial und seitlich umziehender Zellkomplex besonders deutlich ausgeprägt. Er liefert das aus den in der bogenförmigen Muldenwandung (Porenwand) sowie in der Vertiefung selbst befindlichen Poren austretende Sekret. Feine, in diesen Bereich ziehende Drüsenkanälchen waren nachweisbar. Die Zone des unmittelbar an die Porenwand anschließenden Muldenabschnittes bleibt gewebefrei. Dies gilt auch für ein zwischen dem mittleren Zellkomplex des Organbodens und der Absturzkante der Flügeldecke liegendes Feld. Zur Appendixbasis ziehen zwei Sammelkanäle. Ein längerer beginnt in der Nähe des Elytrenaußenrandes, wobei sein Anfangsteil, wie die Abbildungen zeigen, stets nach vorn umgebogen ist. Der kürzere IR-seitige zieht von vorn herab zur Ursprungsstelle des griffelartigen Anhangs. Während ihres ganzen Verlaufs durch den Drüsenkomplex münden unzählige feine Drüsenkanälchen in die sekretsammelnden Kanäle ein. An den Einmündungsstellen zeigen die Kanäle kleine tubulöse Auswüchse (Abb. 67).

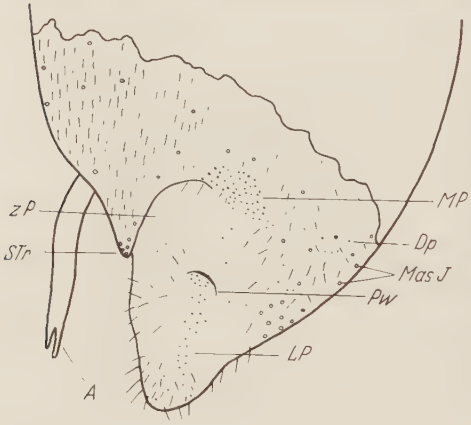


Abb. 57. *Malachius marginellus*, ♂. Topographische Darstellung eines rechten Halborgans. *MP* MP-Feld; *LP* LP-Feld; *Dp* Drüsenporen; *MasI* Makrosensilleninsertionen (Makrosensillen selbst nicht eingezeichnet!); *Pw* Porenwand; *zP* zusätzliches Drüsenporenfeld; *STr* Sensillenträger; *A* Appendix

Porenfelder (Abb. 57). Das MP-Porenfeld liegt dicht am Absturzrand AR-seitig des Sensillenträgers. Die Poren der bogenförmigen Steilwand und der an sie anschließenden Organbodenmulde bilden das LP-Feld. Beide, den Gustorezeptoren der weiblichen Palpen Geschmackssekret vermittelnden Bereiche werden von Poren beider Typen gebildet, während einige wahllos über den Organboden verteilte, ebenfalls einer

Sensillenbindung entbehrender Drüsenporen alle die in der Aufsicht als heller Hof erscheinende Kanalerweiterung erkennen lassen.

Appendix (Abb. 59—62, 73, 77 und 78). Der für die meisten EO-Arten des Genus *Malachius* so charakteristische griffelartige Anhang ist im Hauptteil gerade gestreckt oder leicht gebogen. Seine Insertionsweise zeigen die Seitenansichten der Abb. 56 und 59. Sie lassen auch eine Spaltung der Spitze in eine dorsale und ventrale Zunge sowie — vorausgesetzt, daß es sich um die der Nachbarelytre zugewandte Seite des Appendix handelt — eine am Hinterende schmal beginnende und sich dann etwas erweiternde membranöse Zone erkennen. Dieser dünnhäutige, streifen- oder schlitzartige und unpigmentierte Teil der IR-seitigen Appendixwandung geht in das ventrale Integument der dorsalen Zunge über, die als dachähnliche Duplikatur den unteren — meist kürzeren — Spitzenfortsatz überwölbt. Dieses „Dach" stellt eine Verlängerung der dorsalen Appendixfläche dar, und seine IR-seitige Kante setzt sich in deren unteren, den Membranstreifen nach oben begrenzenden Rand fort, der seinerseits zu einer die dünnhäutige Zone in ihrem ganzen Bereich überdachenden Lamelle ausgezogen ist. Bei ventraler Betrachtung greift diese den „Schlitz" überwölbende Kante der dorsalen Appendixbedeckung IR-seitig über die Kontur des Fortsatzes hinaus und ist als hellere, durchscheinende Randzone erkennbar (Abb. 60). In dieser Ansicht ist auch die ventrale Kante dem Beschauer entgegengewandt, zu der die beiden Seitenflächen des Appendix zusammenlaufen. Dieser Schrägabfall beginnt IR-seitig unterhalb des Membranschlitzes, AR-seitig mit einer längs entlang ziehenden Kante, von der aus dorsal die gewölbte obere Bedeckung ihren Anfang nimmt, wie dies Abb. 61 veranschaulicht, die den Appendix schräg von oben darstellt. Ein Querschnitt durch seine mittlere Region zeigt den in Abb. 77 skizzierten Umriß. Der kammartig IR-seitig oder als Schopf unter der oberen Zunge hervortretende Setenapparat setzt sich aus Haarelementen zusammen, die vorwiegend entlang des Membranstreifenunterrandes, und zwar noch im Bereich der sklerotisierten Begrenzung, entspringen. Dieser Besatz

Abb. 58. *Malachius marginellus*, ♂. Drüsenkomplexe (rechtes Halborgan)

feiner, sich vorn meist zu einer Pinselspitze eng aneinander legender Seten kann je nach Species verschieden weit hinten seinen Ursprung nehmen. In seinem Bereich mündet auch jener Sekretkanal, zu dem sich die beiden Sammelkanäle vereinigt haben (Abb. 62). Die Stelle des Sekretaustrittes liegt zwischen den Insertionen der das Drüsenprodukt kapillar aufnehmenden Haare und war deshalb bei keiner der drei untersuchten Arten genauer feststellbar. Ein massives sklerotisiertes Gebilde stellt die untere Zunge der gespaltenen Appendixspitze dar. Sie ist seitlich abgeflacht und hinsichtlich ihrer Länge einer individuellen Variabilität innerhalb der einzelnen Arten unterworfen. Ihr schmaler Vorderrand trägt einen Haarschopf, der an Länge den über ihm liegenden sekretbietenden Setenkomplex erreicht oder auch übertrifft (Abb. 62). Der ventralen Zunge könnte einschließlich ihres Haarbesatzes mechanostimulatorische Funktion zukommen. Eines der durch Aufhellung gewonnenen Bilder deutet auf eine Innervierung der ventralen Seten und deren eventuelle tangorezeptorische Aufgabe. Schließlich zeigt die dorsale Appendixbedeckung bei allen Arten eine deutlich netz- oder pflasterartige Struktur.

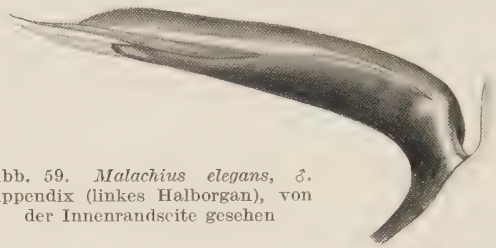


Abb. 59. *Malachius elegans*, ♂. Appendix (linkes Halborgan), von der Innenrandseite gesehen

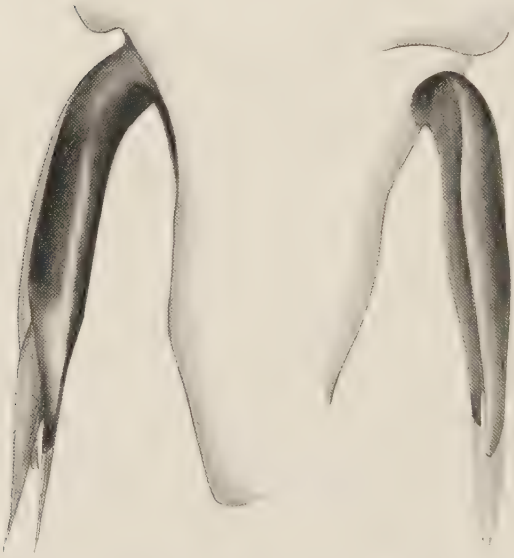


Abb. 60. *Malachius elegans*, ♂. Appendix (linkes Halborgan), Ventralansicht

Abb. 61. *Malachius elegans*, ♂. Appendix (linkes Halborgan), schräg von oben

M. marginellus OLIV. *Eidonomie* (Abb. 63 und 64). Den Verlauf der Farbgrenze veranschaulichen Abb. 63 und 64. Die dunkle Pigmentierung setzt sich jedoch AR-seitig als schmaler Randstreifen nach hinten zu fort, um sich dann zum ebenfalls sklerotisierten äußersten Spitzenbereich

zu erweitern. Die sich caudal verbreiternde Mulde des Organbodens verbleibt in der gelben Zone. Sensillenträger und Appendix sind schmal. Letzterer verläuft in seinem Hauptteil fast parallel zum Innenrand des Elytrenendes.

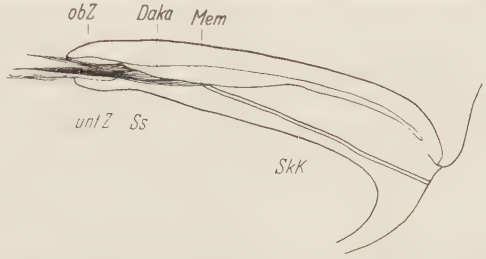


Abb. 62. *Malachius elegans*, ♂. Appendix (linkes Halborgan), Innenrandseite. *SkK* Sekretkanal; *Mem* Membranstreifen; *Daka* Dachkante; *obZ* obere Zunge; *untZ* untere Zunge; *Ss* Setenschopf

Sensillen. Die Makrosensillen erreichen eine Länge von 320 μ. Ihre Breite beträgt an der Basis 12 μ. Für die an der Spitze des Sensillenträgers inserierenden Borsten wurden 200—375 μ gemessen. Die Zahl dieser „Bißinformatoren" ist pro Elytre verschieden. Sie schwankt in der Regel zwischen vier und sieben (Einzelzählungen: vier, fünf, fünf, sechs, sechs, sieben). Eine Zählung im Excitatorenbereich ab Farbgrenze ergab als Makrosensillengesamtzahl 35—46. Die Mikrosensillen ragen als

Abb. 63. *Malachius marginellus*, ♂. Linkes Halborgan in der Aufsicht. 66:1

unpigmentierte Haarelemente ebenfalls fast senkrecht von der Flügeldecke empor. Bei einer größten Breite von 2—2,5 μ beträgt ihre Länge 50—75 μ. An einer Elytre konnten für die Mikrosensillen allerdings nur 40—50 μ gemessen werden. Die aufrechtstehenden Haarsensillen der Flügeldeckenspitze erreichen bis zu 120 μ Länge. An der Basis der Mikrosensillen liegen eine bis zwei (nur selten drei) Drüsenporen. Im gelben Bereich, mitunter aber auch bereits vor der Farbgrenze, nimmt die Zahl der ihnen zugeordneten Poren zu (im Durchschnitt drei, aber auch vier oder fünf). Die Makrosensillen werden an ihrem Grunde von fünf bis neun Poren umstellt.

Sammelkanäle (Abb. 65—68). Die beiden Sammelkanäle überkreuzen sich ehe sie gemeinsam zur Basis des Appendix ziehen, um sich

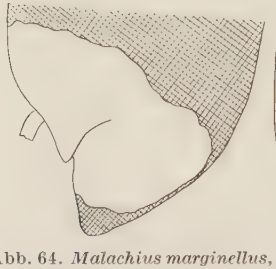


Abb. 64. *Malachius marginellus*, ♂. Pigmentierungsgrenze (rechtes Halborgan)

Abb. 65. *Malachius marginellus*, ♂. Sammelkanäle (linkes Halborgan)

Abb. 65 Abb. 66

Abb. 66. *Malachius marginellus*, ♂. Verlauf der Kanäle im Appendix (rechtes Halborgan, ventral). *V* Vereinigung der Sammelkanäle; *KA* ungefähre Stelle der Kanalausmündung

erst *in* diesem zum ausleitenden Sekretkanal zu vereinigen. Diese Verschmelzung der Sammelkanäle kann sich im mittleren oder basalen Teil des Appendix vollziehen. Die Ausmündungsstelle liegt im vorderen Bereich des sekretvermittelnden Setenapparates.

Porenfelder (Abb. 57). Die Drüsenporen des LP-Feldes beschränken sich nicht nur auf die Porenwand und die unmittelbar vor ihr liegende Einsenkung, sondern ziehen im mittleren Muldenbereich fast bis zur Flügeldeckenspitze. Ein drittes Feld von Poren, die keine Kanalerweiterung erkennen lassen, liegt hinter dem Elytrenabsturz AR-seitig des Sensillenträgers. Vermutungen über die Rolle eines derartigen zusätzlichen Feldes wurden bereits auf S. 441 geäußert.

Appendix (Abb. 69). Die AR-seitige Appendixkante ist ziemlich weit dorsal verschoben. Sehr variabel erweist sich in ihrer Länge die schräg abgestutzte untere Zunge. Sie ist jedoch niemals kürzer als der über ihr liegende Spitzenteil. Der Setenbesatz beginnt bereits kurz hinter der Mitte des membranösen Schlitzes. Die einzelnen vom Appendix

abstehenden Haare zeigen zunächst schräg nach hinten, um sich dann umbiegend zum spitzenwärts gerichteten Setenschopf aneinanderzulegen. Am Einschnitt des Appendixendes stehen mehrere Haare über-

Abb. 67

Abb. 68

Abb. 67. *Malachius marginellus*, ♂. Schnitt durch elytralen Drüsenkomplex mit stark angefärbtem Sammelkanal, dessen tubulöse Auswüchse erkennbar sind. 625:1

Abb. 68. *Malachius marginellus*, ♂. Längsschnitt durch Elytre, den Eintritt der Sammelkanäle in die Appendixbasis zeigend. 250:1

einander. Diese aufsteigende Reihe endet jedoch an der Basis der oberen Zunge, an der selbst keine Seten inserieren. Der Haarbesatz der unteren Zunge weist keine artcharakteristischen Besonderheiten auf. Die durch jene dorsale Netzstruktur gebildeten Felder sind in Richtung auf die AR-seitige Appendixkante zunehmend länglich ausgezogen.

Abb. 69. *Malachius marginellus*, ♀. Appendix (linkes Halborgan), Innenrandseite

M. elegans Oliv. *Eidonomie* (Abb. 70 und 71). Die Wiedergabe einer rechten *M. elegans*-Flügeldeckenspitze durch Abbildung 70 entspricht insofern nicht den tatsächlichen Verhältnissen, als ein großer Teil des Organbodens eine dunkle, schwärzliche Pigmentierung aufweist und sich die gelbe Zone nur noch auf einen AR-seitig des Sensillenträgers befindlichen Bereich erstreckt. Die räumlich-plastische Darstellung ohne die Anwendung abgestufter Grautöne bereitet jedoch derartige Schwierigkeiten, daß ich auf eine „pigmentwahre" Wiedergabe verzichten mußte. Diesen Mangel behebt Abb. 71, die den weitgehend variablen Verlauf

der durchaus nicht scharfen Pigmentgrenze schematisch zeigt. Einbezogen in den dunklen Teil des Organbodens sind die immer noch stärker als dieser sklerotisierte, sich in weitem Bogen zum Innenrand wendende Porenwand und die an diese anschließende schräg ovale Mulde. Die Spitze der Flügeldecke ist AR-seitig durch eine Einbiegung des Außenrandes stärker abgesetzt. Sich mit breiter Basis aus der Absturzkante differen-

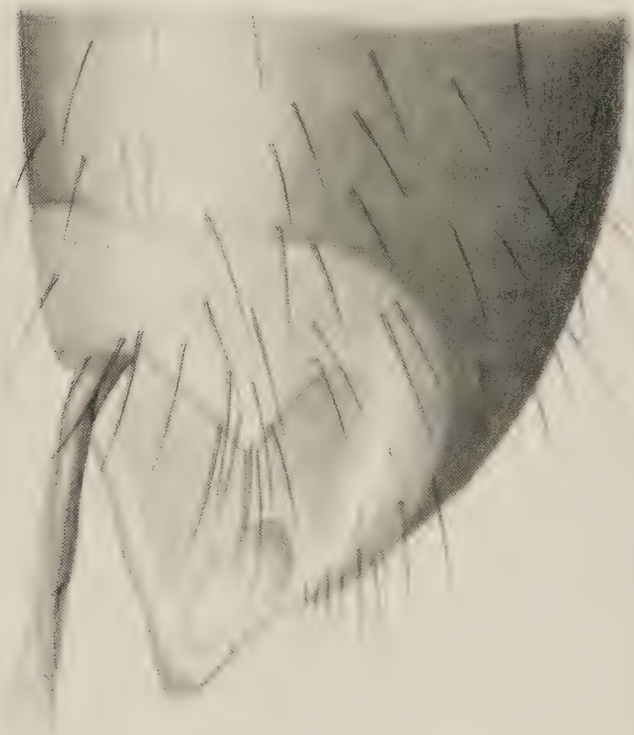


Abb. 70. *Malachius elegans*, ♂. Rechtes Halborgan in der Aufsicht. 74:1

zierend gleicht der Sensillenträger der Spitze eines rechtwinkligen Dreiecks. Der kräftig ausgebildete Appendix reicht fast bis zum Elytrenende.

Sensillen. Bei einer größten Breite von 5—9 μ schwanken die Längenmaße der Makrosensillen zwischen 130 und 299 μ. Die des Sensillenträgers erreichen bis zu 416 μ Länge; ihre Enden befinden sich über der Mulde des Organbodens. Für die Mikrosensillen wurden 55—63 μ gemessen. Ihre Breite an der Basis beträgt 3 μ. Die Elytrenaußenkante zeigt kurz vor der Spitze einige charakteristische Einkerbungen, in denen Mikrosensillen ihren Ursprung nehmen. Von vier bis neun Drüsenporen ist die Basis der Makrosensillen umringt, während den Mikrosensillen eine bis zwei Poren zukommen, deren Zahl erst im AR-seitigen

Flügeldeckenabfall auf drei bis vier ansteigen kann. Die am Innenrand des Organbodens inserierenden überlangen Haarsensillen weisen höchstens eine Drüsenpore auf. Sie können in Spitzennähe mit 260 μ die Länge der Makrosensillen erreichen.

Abb. 71. *Malachius elegans*, ♂. Pigmentierungsgrenze (rechtes Halborgan)

Abb. 72. *Malachius elegans*, ♂. Sammelkanäle (rechtes Halborgan)

Sammelkanäle (Abbildung 72). Noch ein beträchtliches Stück vor der Basis des Appendix vereinigen sich die beiden Sammelkanäle zu dem in diesen eintretenden Sekretkanal. Dessen Ausmündung liegt zweifellos — wenn auch nicht genauer feststellbar — am Beginn der zur Spitze ziehenden Setenreihe.

Porenfelder. Das MP-Porenfeld entspricht dem von *M. marginellus*. Die den Labialtaster des ♀ „bedienenden" Sekretaustrittsstellen (LP-Feld) sind auf die hier recht umfangreiche Porenwand und eine unmittelbar vor dieser liegende Gruppe von Drüsenporen beschränkt. Jenes schon für *M. marginellus* konstatierte dritte Porenfeld ist weit weniger ausgedehnt.

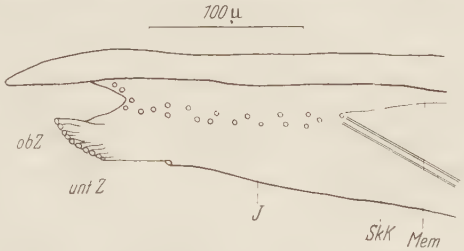


Abb. 73. *Malachius elegans*, ♂. Appendixspitze (linkes Halborgan), Innenrandseite, nur die Insertionsstellen der Haarelemente zeigend. *obZ* obere Zunge; *untZ* untere Zunge; *I* Insertionen der Schopfseten; *SkK* Sekretkanal; *Mem* Membranstreifen

Appendix (Abb. 59—62 und 73). Den etwa 500 μ langen Appendix stellen die Abb. 59—62 dar. Zu jenem ihn in ventraler Ansicht zeigenden Bild (Abb. 60) muß bemerkt werden, daß der an der Flügeldecke ansetzende Basalteil dem Beschauer selbstverständlich genäherter liegt als der ventrale Grat. Dieser Tatsache wird unsere Abbildung nicht voll gerecht. Der membranöse Schlitz verbreitert sich zur Appendixspitze hin stärker als bei *M. marginellus*. Auch die das Sekret aufsaugenden und vermittelnden Seten ragen mit ihrem proximalen Abschnitt nicht so weit seitlich unter dem dorsalen Dach des Membranstreifens hervor wie bei der genannten Art. Ihre Insertionsstellen, die nicht einreihig hintereinander liegen, läßt Abb. 73 erkennen. Die Spitze des Schopfes, zu dem sie sich vereinigen — in Abb. 70 hat sich dieser atypisch auseinandergespreizt — befindet sich genau über der jenes Haarpinsels,

der von der schräg abgestutzten Kante der unteren Zunge entspringt. Diese ist in der Regel kürzer als die über ihr liegende Dorsalzunge, kann jedoch auch deren Länge erreichen. Die doppelt konturierten Begrenzungslinien des kuticularen Netzwerkes der oberen Appendixfläche sind mit porenartigen Bildungen besetzt, bei denen es sich um zusätzliche Strukturelemente handeln dürfte. IR-seitig erstreckt sich die Felderung des Integuments auch noch auf eine schmale Zone unterhalb des Membranstreifs.

Abb. 74. *Malachius spinipennis*, ♂. Pigmentierungsgrenze (linkes Halborgan)

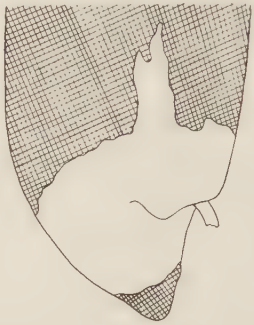


Abb. 75. *Malachius spinipennis*, ♂. Pigmentierungsanomalie

M. spinipennis GERM. *Eidonomie* (Abb. 55, 56, 74, 75). Zum Außenrand fällt die Elytre etwas steiler ab, als aus Abb. 55 ersichtlich ist. Ihre äußerste Spitze ist dunkel pigmentiert und stärker sklerotisiert (Abb. 74), wobei jedoch die Organbodenmulde, deren sehr kleine Porenwand AR-seitig liegt, völlig im gelben Excitatorenbereich verbleibt. Eine der untersuchten *M. spinipennis*-Flügeldecken wies eine Pigmentanomalie auf, indem an einer Stelle die gelbe Zone zungenartig in den dunkel gefärbten Hauptteil der Elytre hineinragte (Abb. 75). Der Sensillenträger ist kurz und gedrungen. Jene den Membranstreifen des Appendix überdeckende Dachkante greift weiter über dessen Kontur hinaus, als bei den vorhergehend beschriebenen Arten.

Abb. 76

Abb. 77

Abb. 76. *Malachius spinipennis*, ♂. Sammelkanäle und ausführender Sekretkanal (rechtes Halborgan)

Abb. 77. *Malachius spinipennis*, ♂. Appendix (rechtes Halborgan), Innenrandseite. Darunter Querschnitt

Sensillen. Die Länge der Makrosensillen liegt zwischen 139 und 220 μ, die der Mikrosensillen beträgt 48—59 μ. Für die auf dem Organboden lokalisierten Haarsensillen wurden bis zu 122 μ gemessen. Bis zu 403 μ erreichen die drei bis fünf Borsten des Sensillenträgers.

Sammelkanäle (Abb. 76). Die Sammelkanäle vereinigen sich zu einem Sekretkanal der in den Appendix eintritt, um erst kurz vor der Gabelstelle der Spitze auszumünden.

Porenfelder. MP- und LP-Porenfeld wie bei *M. marginellus*, es fehlt jedoch die dritte Porengruppe.

Appendix (Abb. 77 und 78). Die Spitze des Appendix ist sehr tief gespalten, wobei die untere Zunge die Länge der oberen nicht erreicht. Weit hinten inserierend und der Appendixwand eng anliegend werden die das Sekret vermittelnden Seten von der dorsalen Überdachung verdeckt, und auch ihre Spitzen bleiben unter der Dorsalzunge. An der Innenwand der letzteren entspringt jedoch eine eigene Gruppe von drei bis fünf nach hinten gerichteten Haaren (Abb. 78), die ein Hervortreten der IR-seitigen Setengruppe am caudalen Appendixende vortäuschen. Im Bereich der dorsalen Zunge zeigt die hier mehr pflaster- als netzartige Struktur des oberen Integuments eine Vergrößerung der Einzelfelder.

Abb. 78. *Malachius spinipennis*, ♂. Appendixspitze (rechtes Halborgan), Innenrandseite
SkK Sekretkanal; *SobZ* an der oberen Zunge entspringende Seten;
Pf Andeutung pflasterartiger Struktur

Abschließend sollen jene Merkmale, durch welche sich die Elytralorgane der drei untersuchten Arten wesentlich unterscheiden, einander gegenübergestellt werden:

Pigmentierung

M. marginellus: Äußerste Elytrenspitze dunkel gefärbt.

M. elegans: Ein großer Teil des Organbodens einschließlich der Mulde und ihrer Porenwand schwärzlich pigmentiert.

M. spinipennis: wie *M. marginellus!*

Sensillenträger

M. marginellus: Schmal.

M. elegans: Mit breiter Basis der Spitze eines rechtwinkligen Dreiecks gleichend.

M. spinipennis: Kurz und gedrungen.

Porenwand

M. marginellus: Zeigt zur Elytrenspitze.

M. elegans: Umfangreich, in der pigmentierten Zone liegend und zum Innenrand geöffnet.

M. spinipennis: Sehr klein, stark AR-seitig verlagert, zum Innenrand zeigend.

Sammelkanäle

M. marginellus: Vereinigen sich erst im Appendix zum ausleitenden Sekretkanal. Die Ausmündung liegt im vorderen Bereich des Setenapparates.

M. elegans: Vereinigen sich vor der Ansatzstelle des Appendix zu dem in diesen eintretenden Sekretkanal. Ausmündung wie bei *M. marginellus.*

M. spinipennis: Wie *M. elegans.* Ausmündung kurz vor der Spaltung in dorsale und ventrale Appendixzunge.

Porenfelder

M. marginellus: LP-Feld zieht von der Porenwand fast bis zur Elytrenspitze. Drittes Porenfeld vorhanden.

M. elegans: LP-Feld beschränkt sich auf einen unmittelbar an die Porenwand anschließenden Bezirk. Drittes Porenfeld vorhanden.

M. spinipennis: Wie bei *M. marginellus.* Drittes Feld fehlt jedoch.

Appendix

M. marginellus: Besonders schmal, untere Zunge niemals kürzer als obere. Sekretdarreichender Setenapparat IR-seitig hervortretend, also von oben sichtbar.

M. elegans: Untere Zunge in der Regel kürzer als obere, höchstens gleichlang. Setenapparat nicht so stark seitlich hervortretend wie bei *M. marginellus.*

M. spinipennis: Dachkante des Appendix weit über dessen Kontur hinausgreifend. Spitze tief gespalten, untere Zunge kürzer als obere. Setenapparat erst weit hinten inserierend und weder seitlich noch an der Spitze hervortretend. Innenwand der dorsalen Zunge mit einer unter dieser herausragenden Setengruppe.

Flavipes-Typ. Dem eine gewisse Sonderstellung einnehmenden *Flavipes*-Typ liegt der Excitator von *Charopus flavipes* PAYK. zugrunde. Von den mir aus Sammlungsmaterial bekannt gewordenen *Charopus*-Arten, *Ch. pallipes* OLIV., *Ch. concolor* F., *Ch. rotundatus* ER. und *Ch. apicalis* KIESW. scheint nur letztere, sie kommt in Südeuropa und Algerien vor, diesem Typus anzugehören.

Eidonomie (Abb. 79). Die Flügeldecken dieses kleinsten aller von mir untersuchten Malachiiden sind in ihrer ganzen Ausdehnung dunkelbraun bis schwarz und ziemlich stark sklerotisiert. Wie aus Abb. 79 ersichtlich, fällt die Elytre ziemlich gleichmäßig zur Spitze hin ab. AR-seitig läßt sich dort, wo die Elytre umbiegt, eine mehr oder minder deutliche Eindellung erkennen. Eine Absturzkante fehlt und der Flügeldecken-

Abb. 79. *Charopus flavipes*, ♂. Rechtes Halborgan, Innenrandseite. 207 : 1

endabschnitt entbehrt der für Elytralorgane sonst charakteristischen Umbildung zu einem dünnhäutigen Organboden. Es konnte daher auch auf eine zeichnerische Darstellung in der Aufsicht verzichtet werden. Lediglich dicht an ihrem Innenrand weist die Flügeldecke eine kleine halbkreisförmige Einkneifung auf, aus deren Boden, der als einzige Stelle der Elytrenfläche dünnhäutig und unpigmentiert ist, sich ein im Verhältnis zur Größe des Käfers überdimensionaler Appendix erhebt. Dieser fast senkrecht emporstehende, jedoch leicht nach hinten und IR-seitig geneigte Anhang dient sowohl der Sekretdarreichung als auch der Mechanostimulation. Die äußerste Spitze der Elytre zeigt nur eine geringe Eintiefung. Die an der inneren Schmalseite der verdickten

Flügeldeckenwandung auf Abb. 79 sichtbare Eindellung ist individuell verschieden ausgebildet, kann auch völlig fehlen und hat mit der Excitatorenfunktion nichts zu tun. Am Käfer berühren sich die Innenseiten der Appendices beider Elytren.

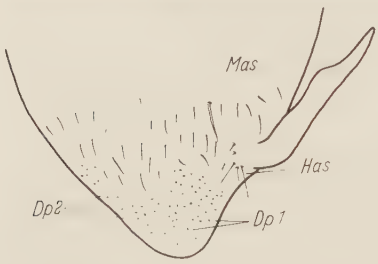


Abb. 80. *Charopus flavipes*, ♂. Linkes Halborgan, Sensillen- und Porenverteilung. *Mas* Makrosensille; *Has* Haarsensillen; *Dp1* Drüsenporen mit weithumigem Kanal (LP-Feld); *Dp2* Drüsenporen ohne Kanalerweiterung (MP-Feld)

Sensillen (Abb. 80). Die gleichmäßige Bedeckung der Flügeldecke mit Mikrosensillen, deren Spitzen caudal gerichtet sind, reicht bis kurz vor das sensillenfrei bleibende Porenfeld der Elytrenspitze. Zwischen sie eingestreut sind einige Makrosensillen. Während für die größte Breite der Mikrosensillen 2 μ, für ihre Länge 33—38 μ gemessen wurden, betragen die Maße der Makrosensillen 3 μ und 63—68 μ. Eine Gruppe aufrechtstehender und durch ihre Länge (43—50 μ; größte Breite 2,5 μ) besonders gekennzeichneter Haarsensillen entspringt auf dem membranösen Elytrenbezirk, von

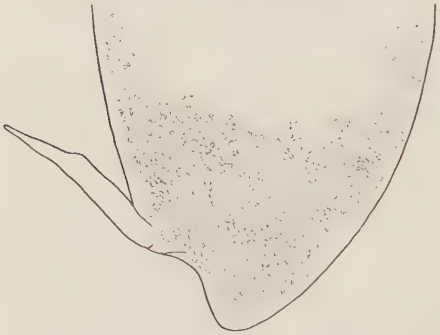


Abb. 81. *Charopus flavipes*, ♂. Drüsenkomplex (rechtes Halborgan)

Abb. 82. *Charopus flavipes*, ♂. Sammelkanäle. (rechtes Halboran)

dem der Appendix seinen Ausgang nimmt. Sie sind so angeordnet, daß sie bei Abbiegung des als funktionelle Einheit aufzufassenden Appendixpaares nach hinten oder in entsprechender seitlicher Richtung berührt werden und damit die durch den Biß des Geschlechtspartners verursachten Lageveränderungen der nicht innervierten Appendices perzipieren.

Drüsenkomplex und Sammelkanäle (Abb. 81 und 82). Es ist nur ein Drüsenkomplex vorhanden, der bis zur Elytrenspitze reicht (Abb. 81). Die Sichtbarmachung der außerordentlich dünnen Sammelkanäle und der in sie einmündenden Drüsenkanälchen war schwierig. Die Lage der

sehr kurzen oder vielleicht auch nicht in ihrer ganzen Ausdehnung erkannten Sammelkanäle zeigt Abb. 82. Sie vereinigen sich vor dem Appendix zu einem etwas stärkeren gemeinsamen Kanal, der in diesen emporsteigt um dort auszumünden.

Porenfelder (Abb. 80). Drüsenporen, die kaum eine Sensillenbindung erkennen lassen, finden sich verstreut auf der ganzen Elytre. Auf der sensillenfreien Spitze der Flügeldecke verdichten sich die Drüsenporen zum LP-Feld, dessen Poren beiden Typen angehören. Etwas weiter vorn befindet sich — den Außenrand begleitend — eine kleine Porengruppe (ohne Kanalerweiterung), die man als ein nur dürftig ausgebildetes MP-Feld bezeichnen könnte. Leider liegen für *Ch. flavipes* noch keinerlei ethologische Befunde vor, und es ist uns daher auch die Art des weiblichen Organbisses völlig unbekannt. In Hinblick auf die Appendixlänge muß jedoch mit einer gewissen Abstandsweite der weiblichen Mundteile zur Elytrenoberfläche gerechnet werden. Ein solcher Tatbestand schlösse allerdings die Berührung der Porenfelder durch die Palpen des ♀ wohl aus, und *Ch. flavipes* würde dann, im Gegensatz zu allen übrigen EO-Arten, das Prinzip einer multiloculären Gustorezeptorenreizung nicht verwirklichen. Es wäre durchaus denkbar, daß dieser Ausfall durch die stärkere Betonung der mechanostimulatorischen Komponente am Appendix ausgeglichen wird.

Appendix (Abb. 79, 83—86). Der etwa 300 μ lange Appendix erfüllt, wie schon betont, die Aufgaben der Sekretdarreichung und der Mechanostimulation. Er erhebt sich in unmittelbarer Nähe des Elytreninnenrandes und nimmt aus dem dünnhäutigen Boden der dortigen Einkneifung mittels eines membranartigen, nach vorn konkav gebogenen Basalteils seinen Ursprung. Diese Fixation durch einen solch dünnwandigen, allerdings flächenhaft verbreiterten „Stiel" verleiht dem Anhang Elastizität und damit passive Beweglichkeit nach vorn und hinten. Der Hauptteil des Appendix ist seitlich abgeflacht, seine Schmalseiten zeigen also cranial und caudal. Während die AR-seitige Wandung eine leichte Wölbung aufweist und abfallend in den Hinterrand übergeht, ist die dem Innenrand der Flügeldecke zugewandte Appendixseite ziemlich abgeplattet. Allein der deutlich abgesetzte Spitzenabschnitt darf als drehrund bezeichnet werden. An der Vorderkante überdecken die Randpartien der beiden Seitenflächen eine zwischen ihnen liegende Rinne, wobei die Kante der Innenwand am weitesten zur Spitze hinaufzieht, um dann in diese überzugehen, während die der Außenwand weit senkrechter emporsteigt und die Innenkante in aufsteigender Richtung mehr und mehr überlappt. Sie biegt schließlich fast rechtwinkelig um und bildet so vor ihrem Übergang in den Spitzenteil eine Stufe, aus deren vertieftem und sich in die Rinne fortsetzenden Boden ein Haarschopf emporwächst, der den Abschluß einer den ganzen Rinnengrund der

Vorderkante besetzenden Reihe gleichartiger Setae darstellt. Dieser bei AR-seitiger Betrachtung (Abb. 84) allein sichtbare Haarschopf wird von der emporgezogenen und vor ihrem Übergang in die Appendixspitze gezähnten Innenwand bis zur mittleren Höhe seiner Borsten IR-seitig abgeschirmt, während der übrige Teil der aufsteigenden Setenreihe durch die vorspringende Außenwand AR-seitig verdeckt wird.

Abb. 83

Abb. 84

Abb. 83. *Charopus flavipes*, ♂. Appendix (rechtes Halborgan), Innenrandseite

Abb. 84. *Charopus flavipes*, ♂. Appendix (rechtes Halborgan), außenrandseitig. *a—d* Trichomformen; *SkK* Sekretkanal

Das Integument des Appendix ist unpigmentiert, mit Ausnahme jener der Setenreihe zugekehrten Wandung des sie begrenzenden Anteils der Seitenflächen. Diese sind dunkel gefärbt und stärker sklerotisiert. Ein wenig greift diese Pigmentierung auch auf die Vorderseite der basalen Appendixpartien über. Abb. 84 läßt den eintretenden Sekretkanal erkennen. Er mündet im unteren Teil der Rinne an einer nicht näher lokalisierbaren Stelle aus. Die sich haarfein verjüngenden Setae, ihre größte Breite an der Basis beträgt 2 μ, ihre Länge 40—45 μ, sind in der aufsteigenden Rinne nicht streng einreihig angeordnet, sondern

es stehen meist zwei schräg versetzt nebeneinander. Eine völlig unregelmäßige Anordnung zeigen die des Schopfes in der Stufenregion. Der gesamte Haarbesatz der Appendixvorderkante entspricht jenem des Sekretgebers diappendicaler Elytralorgane. Auch für den *Flavipes*-Typ

Abb. 85. *Charopus flavipes*, ♂. Tuberkelartige Strukturen an den das Sekret darbietenden Haarelementen. 1330:1

muß angenommen werden, daß das aus dem Drüsenkomplex der Flügeldecke stammende Sekret durch Kapillarwirkung über den Setenapparat verteilt wird, so daß diesem auch hier die Funktion einer den Geschmacksstoff darreichenden Differenzierung zukommt. Unter starker Vergrößerung offenbart sich schließlich eine eigenartige Struktur dieser Setae, die zunächst den Eindruck kleiner, den Haaren anhaftender Sekrettröpfchen erweckte. Es handelt sich jedoch um tuberkelartige Erhebungen der Haaroberfläche, die vorwiegend, aber nicht ausschließlich, die nach vorn gerichtete Seite der Seten bedecken (Abb. 85). Ob dieser

Tuberkelbesatz im Dienste einer besseren Sekrethaftung steht oder gar mechanostimulatorisch wirkt, muß dahingestellt bleiben. Ich neige in Hinblick auf die für den *Flavipes*-Appendix geltende starke Betonung der mechanostimulatorischen Komponente mehr zu der letztgenannten Deutung. Tatsächlich begegnen uns hier mechanisch auf das ♀ wirkende Differenzierungen höchst eindrucksvoller Art. Spitze, Hinterkante und AR-seitige Fläche des Appendix sind mit verschieden gestalteten dornartigen Trichomen geradezu übersät. Diese erheben sich senkrecht vom Integument des Appendix. Dort, wo sie auf den Abb. 83 und 84 ihrem Substrat aufzuliegen scheinen, haben sie eine Richtungsänderung durch den Druck des Deckglases erfahren. In der an das basale „Knie" des Appendix anschließenden AR-seitigen Region läßt sich bei starker Vergrößerung erkennen, wie sich aus einer feinen Schupppng der Kuticula durch allmähliche Vergrößerung jene dornartigen Trichome herausdifferenzieren. Man kann vier durch Zwischenstadien verbundene Trichomformen unterscheiden. So zeichnet sich die AR-seitige Appendixfläche durch einen rosendornartigen, an der Spitze auch auf die gegenüberliegende Seite übergreifenden Besatz aus (wir wollen diese Trichomform mit a bezeichnen), während die Hinterkante von der Spitze beginnend schlanke, leicht gekrümmte und sehr spitz zulaufende Trichome (b-Form) trägt. Im mittleren Abschnitt werden diese durch hakenartige (c-Form) und im basalen Teil durch mehrspitzige Elemente (d-Form) abgelöst. Unter den letztgenannten Trichomen der d-Form lassen sich, wie Abb. 86 zeigt, die verschiedensten Stadien terminaler Aufspaltung unterscheiden, beginnend mit Exemplaren, die nur die Andeutung einer zweiten Spitze erkennen lassen, und gipfelnd in solchen Formen, die drei oder gar vier Spitzen aufweisen.

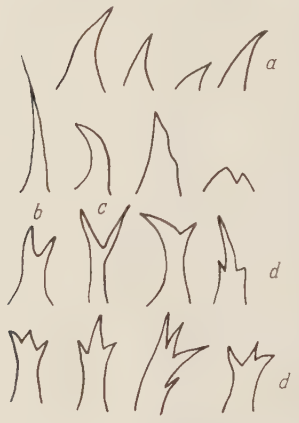


Abb. 86. *Charopus flavipes*, ♂. Trichomformen

III. Die Kopfgrubenexcitatoren

1. Allgemeines

Nach Kenntnis nur dreier KG-Arten ist es zweifellos schwierig, wenn nicht gar gewagt, Allgemeingültiges über diese Lokalisationsgruppe frontaler Excitatoren auszusagen. Allerdings erfährt diese schmale Basis, auf der ich hier materialbedingt zu stehen genötigt bin, durch Begutachtung von Sammlungsexemplaren und die begrenzt brauchbaren Abbildungen der Wittmerschen Publikationen eine gewisse Verbreiterung.

Zur detaillierten Untersuchung standen *Troglops albicans* (*Albicans*-Typ), sowie die den *Bipustulatus*-Typ vertretenden *Malachius*-Arten *M. bipustulatus* und *M. aeneus* zur Verfügung. Ergänzend konnte der Kopf eines *Troglops cephalotes*-♂ (Sammlungsmaterial) einer KOH-Behandlung unterzogen werden.

Zwei Eigenschaften scheinen für den Malachiidenkopf charakteristisch zu sein:

1. Das Fehlen jener endoskelettalen Leisten, die äußerlich als Coronalnaht und Frontalnähte in Erscheinung treten, wodurch es uns unmöglich ist, die eigentliche Stirn (Frons) von den Parietalia klar abzugrenzen, ein Umstand, der dazu zwingt, in einem diese beiden Bezirke umfassenden Sinne von „Stirn"- oder „Forntalregion" zu sprechen und auch den Terminus „Frontoclypealregion" nicht ganz definitionsgemäß zu verwenden.

2. Eine deutliche Gliederung des clypealen Anteils in Post- und Anteclypeus.

Eingangs meiner Ausführungen nannte ich 13 Gattungen deren ♂♂ mit Kopfgruben ausgerüstet sind, und nach Überprüfung des durch Wittmer gegebenen reichen Abbildungsmaterials muß der Eindruck gewonnen werden, daß uns — ein zweifellos glücklicher Umstand — mit *Albicans*- und *Bipustulatus*-Typ Repräsentanten zweier grundsätzlich verschiedener, mit Sicherheit unabhängig voneinander (polytop) entstandener Haupttypen cranialer Excitatoren vorliegen. Während nämlich im Genus *Malachius* am Aufbau der hier offenbar stammesgeschichtlich noch verhältnismäßig jungen Kopfgruben der Postclypeus beteiligt ist (frontoclypeales Organ), stellen die Excitatoren der übrigen Gattungen rein frontale Differenzierungen dar, die auch keine auffallenden Umbildungen basaler Antennenglieder zeigen, wie dies für die KG-Arten der Gattung *Malachius* die Regel ist.

Die Kopfgruben sind als *einfache* Excitatoren bilateralsymmetrische Bildungen, die stets zwei durch einen medianen Grat oder Zapfen getrennte Vertiefungen erkennen lassen. Diesem Bauplan folgen schlechthin alle sekretbietenden Grubenorgane mandibulater Insekten, seien es nun die „Tergaldrüsen" der Schaben oder die „Hancockschen Organe" der Blumengrillen-♂♂[1]. Die beiden Vertiefungen schaffen Platz für die weiblichen Mundteile, und ihre mediane Trennwand dient diesen — entsprechend dem Distalfortsatz der Elytralexcitatoren — als Widerlager. Während sich in den Gruben der genannten Orthopteren auch das dargebotene Sekret ansammelt, liegen die Sekretaustrittsstellen unserer Kopfgrubenorgane außerhalb der Vertiefungen oder in deren Randbezirken, und auch ein etwaiger Abfluß der sezernierten

[1] Auch unter den Saftorganen der Paussiden finden sich analoge Einrichtungen.

„Kostproben" zum Grubenboden findet keinesfalls statt. So dürfen wir die hier vorliegenden paarigen Vertiefungen funktionell ohne Einschränkung jenem durch Niveauabsenkung geschaffenen Raum elytraler Excitatoren gleichsetzen. Schließlich zeichnet sich der zum Excitator umgewandelte frontale Kopfabschnitt wohl bei nahezu allen KG-Arten durch eine ihn von der dunklen Pigmentierung des übrigen Körpers deutlich absetzende gelbe Färbung aus, die bei Insekten generell immer dort aufzutreten scheint, wo Drüsen- und Fettkörpergewebe das Integument in größerer Ausdehnung unterschichten, wodurch im Falle der mit cranialen Excitatoren versehenen Malachiiden-♂♂ auch der vordere Körperpol (*Bipustulatus*-Typ) oder nur dieser (*Albicans*-Typ) eine besondere Kennzeichnung erfährt, die optisch auf das ♀ zu wirken vermag.

Die verhältnismäßig schmalen und vorwiegend proximal scharf begrenzten Eintiefungen des männlichen *Troglops albicans*-Kopfes liegen in Höhe der Komplexaugen und bilden durch einen medianen Anstieg ihrer Grubenböden einen den rechten und linken Anteil trennenden Grat. Distal oder oralwärts ist der eigentlichen Grube ein Paar sensillenumstellter Porenplatten vorgelagert, während auf zwei leichten Vertiefungen zwischen Augenrand und seitlicher Grubenbegrenzung nichtcribellate Porenfelder nachgewiesen werden konnten. Damit sind wiederum die den Labial- und Maxillarpalpen korrelierten Sekretionsorte, LP- und MP-Porenfeld gegeben. Zu jenen den epipharyngealen Rezeptoren des Weibchens zugeordneten medianen Sekretgebern treten Drüsenkanäle in Form zweier Paare streng lokalisierter und organartig vereinigter Ausmündungsgruppen an proximaler und distaler Grubenbegrenzung zusammen. Diese paarigen „Sekretorgane" im mittleren Randbereich der Grube werden bei *Troglops cephalotes* durch einen medianen Zapfen ersetzt, der an seiner Spitze reich mit Drüsenporen versehen ist und als unpaarer Sekretgeber fungiert. Die Ausbildung eines solchen Kopfgrubenzapfens ist nicht nur im Genus *Troglops*, sondern auch in den Gattungen *Chalicorus*, *Dinometopus*, *Matopius*, *Hedybius*, *Philhedonus* und *Helcogaster* verbreitet (Abb. 87). Man darf annehmen, daß ein derart exponierter Sekretgeber gegenüber dem beim *Albicans*-Typ angewandten Modus medianer Sekretdarbietung in einfacherer, sicherer und schnellerer Weise in der Lage ist, die weiblichen Epipharynx-Rezeptoren mit dem Geschmacksstoff in Kontakt zu bringen. Die rein orientierende Untersuchung jenes einzelnen *Cephalotes*-Kopfes zeigte zudem einen Besatz des Zapfens mit spitzen, aber kräftigen Borsten, an deren tangorezeptorischer und mechanostimulatorischer Funktion kaum zu zweifeln ist, wenn auch die letztgenannte Komponente der Excitatorenwirkung bei cranialen Organen allgemein stark in den Hintergrund zu treten oder gar völlig zu fehlen scheint (*Bipustulatus*-Typ, *Albicans*-Typ).

Das bei Malachiiden verbreitete Auftreten von Drüsenelementen, unter einer die Evolution gewisser Excitatoren zweifellos begünstigenden Bevorzugung der für sexuelle Kontakte bedeutungsvollen beiden Körperpole, zeigt sich in verschieden ausgeprägtem Maße in der Frontoclypealregion vor allem der *Malachius*-Köpfe[1]. Während die ♀♀ der Kopfgrubenarten nur wenige, nicht an Sensillen gebundene Drüsenporen in dem oberhalb der Epistomalnaht liegenden Frontalbereich aufweisen, sind die Köpfe der EO-Species, vor allem ihrer ♂♂, sehr reich mit solchen ausgestattet, wobei auch der Postclypeus in die sekretabscheidende Zone mit einbezogen wird (Abb. 7 und 8). Dies trifft auch für das *M. viridis*-♂ zu (Abb. 88), das aber im Gegensatz zu den vorgenannten EO-Arten

Abb. 87

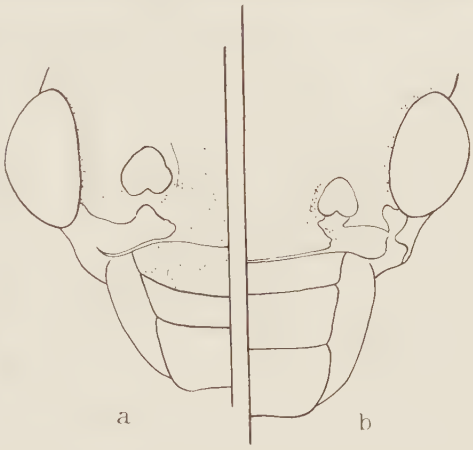


Abb. 88

Abb. 87. *Helcogaster neoguineensis* Wittm. Männlicher Kopf frontal. Kopfgrube mit medianem Zapfen. Nach Wittmer (1955c)

Abb. 88a u. b. *Malachius viridis*. Drüsenporen der Frontoclypealregion. a ♂. b ♀

keine Realisierung etwaiger Organbildungstendenzen am caudalen Pol erfuhr, sondern völlig excitatorenlos blieb. Hier zeigt sich jedoch eine vorwiegend im Medianschnitt erkennbare Emporwölbung des durch seinen verdickten Ansatz am Anteclypeus und die stark ausgebildete Epistomalleiste deutlich begrenzten Postclypeus (Abb. 89), mit der eine vermehrte Ausbildung von Drüsengewebe einhergeht. Am männlichen Kopf unserer Untersuchungsobjekte *M. bipustulatus* und *M. aeneus* bemerkt man eine starke Vergrößerung der mit beiderseitigen Vertiefungen versehenen Stirnregion, die nach vorn zu von einer steil aufgerichteten, bei *M. aeneus* konvex gewölbten Wand begrenzt wird, die ihrerseits unmittelbar an den Anteclypeus anschließt, ja bei *M. aeneus*

[1] Selbst an den Mandibeln lassen sich bei beiden Geschlechtern auf ihrer dorsalen Fläche und an der Spitze Drüsenporen und im Schnitt intramandibulare Drüsenzellen nachweisen. Derartige Intramandibulardrüsen glaubt Nedel (1960) an Apiden erstmalig entdeckt zu haben. Für Coccinelliden wurden solche jedoch bereits 1939 durch Pradhan beschrieben.

weit vor den Mandibeleinlenkungen ihren Ursprung nimmt (Abb. 103). Dieser ähnlich dem Postclypeus von *M. viridis* emporgezogene und in das Grubenorgan eingebaute Abschnitt der Frontoclypealregion ist zudem sehr reichlich mit Drüsenporen versehen (Abb. 100 und 101), und wir gehen kaum fehl, wenn wir ihn mit dem Postclypeus identifizieren und damit die Kopfgrube des *Bipustulatus*-Typs als frontoclypeales Organ bezeichnen. Medianschnitte zeigen schließlich (Abb. 90), daß

Abb. 89 a u. b. *Malachius viridis*. Frontoclypealregion im Längsschnitt. a ♂. b ♀. *Lbr* Labrum; *Acl* Anteclypeus; *Pcl* Postclypeus; *Ep* Epistomalleiste

Abb. 90a u. b. *Malachius bipustulatus*. Frontoclypealregion im Längsschnitt. a ♂. b ♀. *Lbr* Labrum; *Acl* Anteclypeus; *Pcl* Postclypeus; *Ep* Epistomalleiste

dieser Umbau den Verlust der Epistomalleiste zur Folge hat, so daß es uns nicht mehr möglich ist, die proximale Grenze des postclypealen Grubenanteils festzulegen[1].

Die MP-Porenfelder der Kopfgrubenexcitatoren des *Bipustulatus*-Typs befinden sich in der Nähe der Antenneneinlenkungen, die den

[1] Als Anregung mag der Vorschlag gewertet werden, die Frontoclypealregion zur Differentialdiagnose der oft schwer unterscheidbaren *Malachius*-♂♂ heranzuziehen. Einem Dilemma sieht sich der determinierende Systematiker hinsichtlich der ♀♀ von *M. viridis* und *M. bipustulatus* gegenüber, dem EVERS (1944) durch eine Tabelle zu begegnen sucht. Nach meinen Erfahrungen ist am weiblichen *M. bipustulatus*-Kopf jene an die Epistomalnaht Anschluß gewinnende, dunkelgrün gefärbte Zunge stets eingedellt und nie so stark seitlich verbreitert wie die entsprechende Pigmentzone des *M. viridis*-♀. Das in der EVERSschen Tabelle für das ♂ der letztgenannten Art angeführte Merkmal „Clypeus ganz grün" entspricht nicht den Tatsachen, denn die gesamte Clypealregion einschließlich des Labrums ist gelb gefärbt.

Labialpalpen des ♀ Sekret darreichenden LP-Poren an der postclypealen Grubenwand, die bei *M. bipustulatus* eine deutlich paarige Anordnung dieser in muldenartigen Vertiefungen lokalisierten Felder erkennen läßt. Den Ort medianer Sekretabscheidung müßten wir endlich dort suchen, wo jener die beiden frontalen Vertiefungen trennende Grat in die Grubenvorderwand übergeht, eine kuppelartige „Grubennase" gebildet werden kann *(M. bipustulatus)* und stets ein gescheitelter Schopf langer und feiner Tasthaare fast waagerecht absteht, wobei deren Spitzen zu gewissen Porengruppen weisen. Wir suchen jedoch in diesem mittleren Bereich vergeblich nach nennenswerten sekretabscheidenden Strukturen. Oehme (1951/52), die sich histologisch mit *M. bipustulatus* beschäftigte und die „stark vakuolisierten" Drüsenzellen jenes die gesamte Frontalregion einschließlich der Grubenvorderwand unterlagernden subepidermalen Drüsenkomplexes beschrieb, behauptete allerdings, daß sich unterhalb der Kuticula des Sinneshöckers (= Grubennase) Sekret ansammle, das hier durch Poren austrete. Diese Feststellung ist jedoch sicher falsch. Für mich erweckt aber die außerordentliche Feinheit des Endabschnittes jener der Grube vorgelagerten Haarelemente, deren Spitze bei *M. bipustulatus* spatelartig verbreitert ist (Abb. 91), den Verdacht, daß diesen die Aufgabe einer kapillaren Sekretableitung zukommen könnte, berühren doch die Spitzen des Setenschopfes dem Grubenbereich naheliegende Porengruppen. Aus Drüsenporen weitab der Medianlinie gelangte damit Sekret auf Umwegen zu den weiblichen Mundhöhlenrezeptoren, und eine multiloculäre Reizung wäre auch für den *Bipustulatus*-Typ gegeben. Einen unserer Vermutung ganz ähnlichen Tatbestand schildert übrigens Barth (1958) für das männliche Duftorgan am Hinterbein der Geometride *Semaeopus* spec. Die Tibie dieses Schmetterlings ist mit Borsten besetzt, deren Spitzen eine den Sensillen von *M. bipustulatus* ähnliche „schuppenartige" Verbreiterung zeigen und als Verteilerpinsel das Sekret tarsaler Duftschuppen aufnehmen sollen.

Abb. 91. *Malachius bipustulatus*, ♂. Verbreiterte Setenspitzen

Auf jeden Fall vermitteln die zu diesem Schopf vereinigten Sensillen dem ♂ als Tangorezeptoren den weiblichen Biß, ein Reiz, von dem wir annehmen können, daß er die Erregung des anbietenden Partners und vielleicht auch dessen Sekretproduktion steigert. Ob diese zarten Sensillen in der Lage sind, mechanostimulatorisch auf das ♀ zu wirken, muß sehr bezweifelt werden.

Stets ist in der Gattung *Malachius* das Vorhandensein einer Kopfgrube mit auffallenden Differenzierungen am männlichen Fühler verbunden. Eine solche Umgestaltung, meist in Form lappen- oder haken-

artiger Auswüchse, betrifft wie die nachstehenden Beispiele zeigen, nur die ersten vier Glieder der Antenne.

1. und 2. Glied: *M. junceus* PEYR.

1., 2. und 3. Glied: *M. faldermanni* FALD., *M. gigas* EVERS.

2. Glied: *M. fausti* AB. D. P., *M. basalis* AB. D. P., *M. gethsemanensis* AB. D. P., *M. hastulifer* SOLS., *M. cavifrons* KIESW., *M. sculptifrons* AB. D. P.

2. und 3. Glied: *M. aeneus* L., *M. securiclatus* BAUDI, *M. heydeni* AB. D. P.

2., 3. und 4. Glied: *M. bipustulatus* L., *M. scutellaris* ER., *M. rubidus* ER., *M. heliophilus* PEYR., *M. mariae* AB. D. P., *M. dama* AB. D. P., *M. carnifex* ER., *M. vittatus* MÉN., *M. graecus* KR.

M. bipustulatus gehört somit zu jenen KG-Arten, deren 2., 3. und 4. Glied der männlichen Antennen eine besondere Gestalt aufweisen. Während der Scapus noch normal ausgebildet ist, zeigen Pedicellus und 4. Glied die in ihrer Form aus Abb. 92 ersichtliche beilartige Verbreiterung in ventraler Richtung. Das zwischen ihnen liegende 3. Glied steht sowohl hinsichtlich seiner Länge als auch des Umfanges seiner ventralen Vorwölbung hinter den Nachbargliedern zurück. Einschließlich des Scapus fallen die Glieder durch ihre leuchtend gelbe Farbe auf, die allerdings durch eine dunkelgrün pigmentierte Zone stärkerer Sklerotisierung unterbrochen wird, wobei diese in Form eines dorsalen Sattels auf die Außenseite kaum, jedoch beträchtlich auf die Innenfläche der Glieder übergreift. Der starke Sensillenbesatz blieb in unserer Abbildung unberücksichtigt. Daß es sich bei diesen Umbildungen nicht um zusätzliche Excitatoren im Sinne der Antennalorgane z. B. der *Laius*-Arten handelt, beweisen nicht nur das Fehlen der für eine derartige Aufgabe erforderlichen Differenzierungen, sondern ebenfalls die ethologischen Befunde. Kann auch kaum ernsthaft erwogen werden, daß die von mir festgestellte olfaktorische Nahwahrnehmung des ♀ durch das ♂ (s. S. 419) nur dank der Oberflächenvergrößerung jener drei Glieder möglich ist, so ist das Vorhandensein eines vermehrten, Legitimationssekrete abscheidenden Drüsengewebes in diesen Fühlerabschnitten durchaus möglich, muß ein solches doch, die Tendenz zu polarer Sekretabscheidung in hohem Maße manifestierend, in den mit Excitatoren versehenen Antennen (Antennalorgane) vorhanden sein. Von jenen für die Malachiiden oder etwa die Paussiden geltenden speziellen Verhältnissen abgesehen scheint Fühlersekretion bei Insekten allgemein weit verbreitet zu sein, wurden doch antennale Hautdrüsen unter anderem für Cerambyciden (LEYDIG 1859), Bombyciden (SCHNEIDER und KAISSLING 1957), Saturniden (BÖCKH, KAISSLING und SCHNEIDER 1960) und Acridier (SLIFER, PRESTAGE und BEAMS 1959) beschrieben. OEHME (1951/52) hat schließlich auch in den fraglichen Gliedern der männlichen *M. bipustulatus*-Antenne ein Drüsengewebe nachgewiesen, wenn-

gleich ihren Befunden die rechte Überzeugungskraft fehlt. Eine vergleichende generelle Untersuchung der Malachiidenfühler wäre zweifellos eine dankbare, wenn auch schwierige Aufgabe, die im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht mehr durchgeführt werden konnte. Bisher zeigte allerdings die Begutachtung mazerierter Antennen unserer Species, daß auch an den Gliedern II, III und IV die Differenzierung sekretbietender Strukturen über sensillengebundene Drüsenporen nicht hinausgeht.

Am Fühler des *M. aeneus*-♂ sind lediglich das 2. und 3. Glied verändert und zwar wie Kiesenwetter (1863) schreibt, „ist die Spitze des zweiten Gliedes in einen nach vorn gerichteten scharfen Zahn ausgezogen und das dritte Glied mit einem ziemlich dünnen, rückwärts gekrümmten Haken versehen". Die Spitzen dieser ventralen Auswüchse liegen sich jedoch nicht genau gegenüber, da der stark gekrümmte Haken des 3. Gliedes etwas zur Innenseite ausgebogen ist. Es wird hier der Eindruck eines antennalen Klammer- oder Halteapparates erweckt (Abb. 93). Sein Gebrauch konnte bei den von mir nur fragmentarisch beobachteten sexuellen Kontakten bisher noch nicht konstatiert werden. Auch hier waren nur sensillengebundene Drüsenporen nachweisbar. Die Porennatur einer feinen, siebartigen Strukturierung des 3. Gliedes ist fraglich.

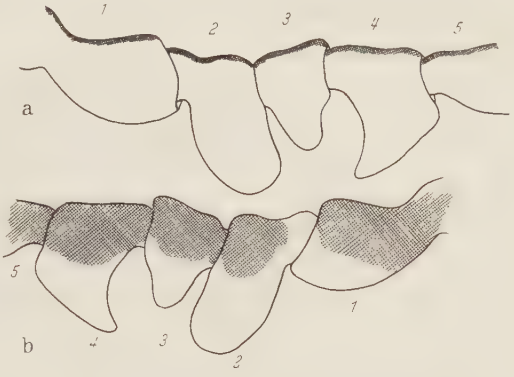


Abb. 92a u. b. *Malachius bipustulatus*, ♂. Glieder 1—4 der rechten Antenne. a Außenseite. b Innenseite

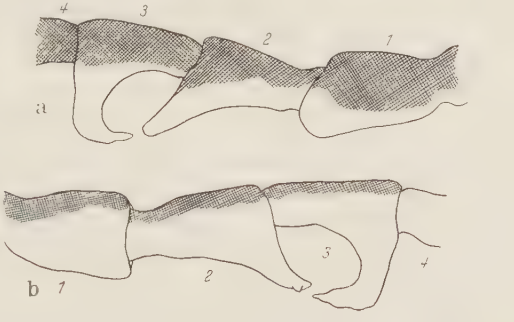


Abb. 93a u. b. *Malachius aeneus*, ♂. Glieder 1—3 der rechten Antenne. a Innenseite. b Außenseite

2. Organbeschreibungen

Albicans-Typ. *Troglops albicans* ist der einzige Vertreter seiner Gattung, der mir zur Bearbeitung vorlag. Als Sammlungsexemplare konnte ich den in Südeuropa und im Kaukasus vorkommenden *T. silo* Er. und *T. cephalotes* Oliv., eine bisher in Deutschland nur im Nordwesten und Südosten nachgewiesene Art, zum Vergleich heranziehen und einen

T. cephalotes-Kopf nach entsprechender Vorbehandlung etwas eingehender untersuchen. Während die Kopfgrube des Erstgenannten annähernd dem *Albicans*-Typ zu entsprechen scheint, ist jene von *T. cephalotes* durch das Vorhandensein eines medianen Zapfens charakterisiert, der, wie schon erwähnt (S. 464), nicht nur weitere *Troglops*-Arten, sondern auch die Kopfgruben anderer Genera auszeichnet. Wir werden daher im Genus *Troglops* dereinst verschiedene Excitatoren-Typen unterscheiden müssen.

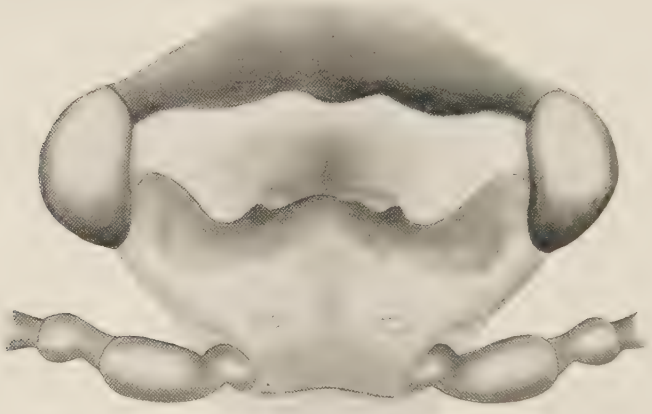


Abb. 94. *Troglops albicans*, ♂. Kopf frontal. 78:1

Eidonomie (Abb. 94). Der Kopf des *T. albicans*-♂ fällt vor allem durch die gelbe Farbe seiner Vorderseite — seines „Gesichtes" — auf. Jener des ♀ ist dagegen auch hier schwarz pigmentiert und wird in seiner Breite (in Höhe und unter Einschluß der Augen) vom ♂ um 19% übertroffen (♂ 1,00 mm, ♀ 0,84 mm). Die Kopfgrube — unter dem Stereomikroskop eine im wahrsten Sinne des Wortes „eindrucksvolle" Differenzierung — erstreckt sich zwischen den Komplexaugen über die gesamte Breite des Kopfes. Dieser läßt weder eine Coronalsutur noch Frontalnähte erkennen, und es sei deshalb gestattet, in nicht ganz exakter Weise jene die Gruben begrenzenden gelb gefärbten Partien des Kopfes als proximale und distale „Frontalregion" zu bezeichnen. Die Gestalt der Grube vermittelt Abb. 94. Sie erreicht in den seitlichen Aushöhlungen ihre größte Tiefe und wird dort von der dachartig vorgezogenen proximalen Frontalregion etwas überdeckt. Während der Grubenboden beiderseits zu einem sanft gerundeten medianen Grat ansteigt, fällt die proximale Frontalregion zur Mitte hin ab, um in ihrem tiefsten Bereich unter Bildung einer nur noch

unbedeutenden Dachkante in den aufgewölbten Mittelteil des Grubenbodens überzugehen. Vor dem unteren Grubenrand liegen zwei durch eine mediane Einsenkung deutlich voneinander getrennte „Plateaus", die kurz vor einem steilen Absturz zur Epistomalnaht hin eine von Sensillen umstellte Porenplatte (Cribellum) tragen. Dicht an der distalen Grubenbegrenzung fallen schließlich zwei kleine, braun gefärbte, sich aus dem Boden der Kopfgrube erhebende kraterförmige Gebilde auf, die wir als eines der beiden Sekretgeberpaare im unmittelbaren Bereich der Kopfgrube noch kennenlernen werden.

Sensillen (Abb. 95). Sowohl der schwarze Bezirk der Kopfkapsel als auch die auf die Farbgrenze folgende proximale Frontalregion sind mit etwa 30 μ langen Mikrosensillen besetzt, denen häufig eine bis zwei Drüsenporen zugeordnet sind. Nur ein kleiner halbkreisförmiger Bereich vor dem medianen Abschnitt der Dachkante bleibt nahezu sensillenfrei. Letztere weist nur am Innenrand ihrer beiden lappenartigen Vorsprünge Sensillenbesatz auf, wie dies in Abb. 85 dargestellt und aus dem Foto der Abb. 97 ersichtlich ist. In der distalen Frontalregion läßt die mediane Furche kaum eine Behaarung, dafür jedoch einige wenige Drüsenporen erkennen. Feine Sensillen (Länge 35—45 μ) stehen jedoch in der sich zwischen Antennengruben und Komplexaugen erstreckenden Fläche, wobei auch die distale Grubenbegrenzung, wiederum mit Ausnahme des medianen Anteils, in den Setenbesatz mit einbezogen wird. Die Porenplatten umstellen kurze, kräftige und mittelbraun pigmentierte Sinnesborsten, die eine Länge von 26—36 μ erreichen und an ihrer Basis 3 μ breit sind. Schließlich inserieren zwischen den beiden Fühlergruben zwei Gruppen von Haarsensillen, deren Länge etwa 53 μ beträgt und die an ihrer Basis Drüsenporen aufweisen. Der zwischen diesen Gruppen liegende Bezirk bleibt von Seten, jedoch nicht von Poren frei (Abb. 95).

Porenfelder, Sekretgeber im Grubenbereich und Drüsenkomplexe (Abb. 95—98). Die den weiblichen Labialpalpen zugeordneten LP-Porenfelder sind in Form zweier verhältnismäßig dicker Porenplatten (*Pp*) ausgebildet, die sich vor allem mit ihrem distalen Rand deutlich über das Niveau des sie umgebenden Integuments erheben. Trotz ihrer stärkeren Sklerotisierung sind sie von gelblicher Farbe. Gemessen wurden 53 · 31 μ. Ihre Poren führen teils in englumig bleibende, teils in sich alsbald erweiternde Kanäle. An Mikrotomschnitten waren feine, zur Porenplatte ziehende Drüsenkanälchen mit ihren Matrixkernen nachweisbar. Sie entstammen dem im Bereich der distalen Frontalregion stark entwickelten Drüsengewebe.

Auf leichten Aushöhlungen zwischen Augenrand und seitlicher Grubenbegrenzung liegen die MP-Felder, deren Poren vorwiegend in Augennähe sehr dicht angeordnet sind (Abb. 95 und 96). Die beiden sich unmittelbar an der distalen Begrenzung der Kopfgrube etwa 20μ über

deren Boden erhebenden kraterartigen Gebilde (*dmS*) erwiesen sich als im Dienste eines streng lokalisierten Sekretaustrittes stehende kuticuläre

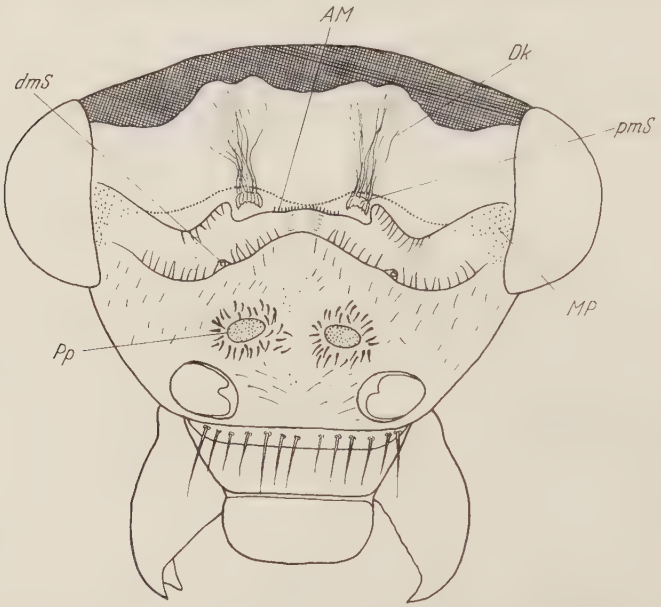


Abb. 95. *Troglops albicans*, ♂. Topographische Darstellung der frontalen Kopfregion. *Pp* Porenplatte (LP-Feld); *MP* MP-Feld; *dmS* distal-medianer Sekretgeber; *pmS* proximal-medianer Sekretgeber; *Dk* Drüsenkanälchen; *AM* Ausmündungen im Mittelabschnitt der proximalen Grubenbegrenzung

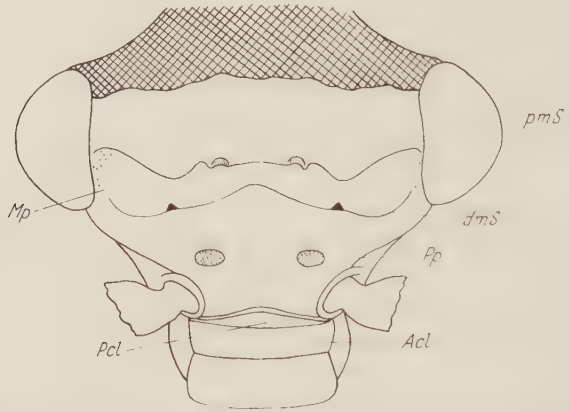


Abb. 96. *Troglops albicans*, ♂. Sekretionsorte des cranialen Frontalbereichs. *Acl* Anteclypeus; *Pcl* Postclypeus; *Pp* Porenplatte; *MP* MP-Feld; *dmS* distal-medianer Sekretgeber; *pmS* proximal-medianer Sekretgeber

Differenzierungen. Eine apikale Öffnung führt in ein Reservoir, zu dem — wie die Untersuchung aufgehellten Materials unter starker Vergröße-

rung zeigte — Porenkanäle aufsteigen, um in diesen Sammelraum einzumünden. Der Nachweis jener in unserer Abb. 98 auf der vom Beschauer abgewandten Reservoirwand eingezeichneten Kanaleinmündungen gelang zwar nicht, doch ließen die bei hoher Einstellung sichtbar werdenden Kanäle auf ihren allseitigen Eintritt in das Kraterlumen schließen. Zu diesem ausleitenden System ziehen feine Drüsenkanälchen, wobei dahingestellt beleiben muß, ob die weitlumigeren Kanäle von diesen in Ein- oder Mehrzahl mit Sekret versorgt werden.

Abb. 97. *Troglops albicans*, ♂. Rechte Grubenhälfte. 200:1

Das zweite in unmittelbarer Nähe der Kopfgrube auftretende Sekretgeberpaar (*pmS*) befindet sich in dem überdachenden Randabschnitt der proximalen Frontalregion und zwar im Bereich zweier dünnwandiger Lamellen, die durch eine Einbuchtung von den lappenartigen lateralen Vorsprüngen der Dachkante abgesetzt sind. Es handelt sich um eine dorsale Aufwölbung, die unvermittelt steil oder leicht schräg wieder zum vorgelagerten Lamellenboden abfällt, wobei die obere Grenze dieser abstürzenden Wand in der Aufsicht einen Halbkreis beschreibt. In diese nach vorn, also zur Grube gerichteten Absturzfläche mündet dicht an dicht eine große Zahl neben- und übereinander angeordneter sehr weitlumiger Sekretkanäle aus, die sich proximal in eine Unzahl zarter Drüsenkanälchen fortsetzen (Abb. 95, *Dk*). Darüber, wieviel der letzteren in einen der ausführenden Kanäle einmünden, gibt auch ein Schnitt durch diesen Sekretgeber leider keine Auskunft. Die

feinen Kanälchen kommen aus dem in der proximalen Frontalregion liegenden Drüsengewebe. Einen offenbar weniger bedeutenden Sekretionsort stellen einige im Mittelabschnitt der proximalen Grubenbegrenzung ausmündende Kanäle dar (Abb. 93, *AM*). Ob beim weiblichen Biß ein direkter Kontakt des von den Sekretgeberpaaren ausgeschiedenen Geschmacksstoffes mit den epipharyngealen Rezeptoren der Partnerin gewährleistet ist, erscheint im Hinblick darauf, daß die darbietenden Strukturen nicht auf einem medianen Fortsatz lokalisiert sind, sondern im Niveau der Kopfkapsel verbleiben, zweifelhaft. Es muß daher eine diesen Kontakt herbeiführende Rolle der Maxillen angenommen werden.

Bipustulatus-Typ. Diesen in der Gattung *Malachius* offenbar sehr verbreiteten Kopfgrubentyp repräsentieren *M. bipustulatus* und *M. aeneus*. Wie ich mich überzeugen konnte, gehören ihm gleichfalls die Excitatoren von *M. rubidus* ER. und *M. scutellaris* ER. an. Diese beiden auch in Deutschland vorkommenden Arten zu finden, gelang mir leider nicht. Der über Südwesteuropa und Nordafrika verbreitete *M. lusitanicus* ER. ist ebenfalls hier zu nennen, während die Kopfgrube des von EVERS (1945—1948) beschriebenen *M. gigas* durch die Ausbildung plattenartiger Verbreiterungen an den Seiten — es dürfte sich um die loci der MP-Porenfelder handeln — eine Sonderstellung einnimmt. Da mir nur zwei Species, davon *M. bipustulatus* in ausreichender, *M. aeneus* in nur beschränkter Individuenzahl zur Verfügung standen, soll auf eine generalisierte Darstellung des Typs noch verzichtet werden.

Abb. 98. *Troglops albicans*, ♂. Distal-medianer Sekretgeber

M. bipustulatus L. *Eidonomie* (Abb. 99 und 100). Die Kopfgrube, die in Abb. 99 schräg von oben dargestellt etwas flacher erscheint, wird in ihrem proximalen Anteil seitlich von den Fühlergruben begrenzt, während sie sich im distalen Bereich etwas verbreitert und zum Anteclypeus von der steil emporgerichteten Grubenvorderwand (= Postclypeus) abgeschlossen wird. Diese vordere Grubenwand, die Abb. 101 von vorn zeigt, geht distal in den Boden der frontalen Vertiefung über, der median ansteigend den proximalen Grubenabschnitt in zwei getrennte symmetrische Hälften teilt und mit jenem Postclypeus eine diesen krönende Kuppe bildet, die sich proximal verjüngend und allmählich absinkend, in den Boden des unpaaren, flach zur Farbgrenze ansteigenden Grubenanteils übergeht. Diese „Grubennase" ist mit langen aber äußerst feinen Haaren besetzt, die gescheitelt fast waagerecht nach beiden Seiten abstehen und leicht geschwungen beinahe bis zum ersten Glied

der beiden Antennen reichen. Die Grubenvorderwand läßt deutlich eine mittlere und zwei seitliche Vertiefungen ihrer Fläche erkennen.

Sensillen (Abb. 100). Die auffallendsten Haarelemente des *M. bipustulatus*-Excitators sind jene etwa 400 μ langen, auf der Grubennase inserierenden Seten. Am histologischen Präparat ließen sich ihre Sinneszellen nachweisen. Obwohl in diesem Bereich eine den epipharyngealen Sinnesorganen des ♀ zugedachte Sekretabscheidung zu fordern wäre (multiloculäre Gustorezeptorenreizung), ließ die Untersuchung der sensillentragenden Grubennase nur einige wenige an die Seten gebundene Drüsenporen erkennen, so daß von einem media-

Abb. 99. *Malachius bipustulatus*, ♂. Kopf frontal, schräg von oben. Sensillen an Kopfkapsel und Antennen weggelassen! 40:1

nen Sekretabscheider hier nicht die Rede sein kann. Eine immerhin mögliche kapillare Sekretaufnahme des Sensillenschopfes aus dem seitlichen Frontalbereich war bereits Gegenstand der Erörterung. Wie aus der mit Abb. 100 gegebenen topographischen Übersicht zu entnehmen ist, stehen zwischen den Antennengruben unmittelbar vor der Farbgrenze einige mittelgroße Sensillen (+ Drüsenporen), deren Länge zwischen 60 und 80 μ liegt, während die distale Wand des Grubenbodens mit kleinen, stiftchenförmigen, 13—10 μ messenden Sensillen besetzt ist. Offenbar vermögen am Grubenboden allein derart kurze Haarelemente den Beanspruchungen eines Knabberaktes ohne Bruch standzuhalten. Auch die Grubenvorderwand weist entlang ihres oberen Randes einige dieser Kleinstsensillen und ihrer unteren Mittelregion nur wenige lange Haarsensillen auf (Abb. 101).

Porenfelder und Drüsengewebe (Abb. 100). Die sekretbietenden Porenfelder liegen, sieht man von Übergriffen in den Randgebieten der Grube ab, außerhalb der frontalen Vertiefung, die, wie schon ausgeführt wurde (s. S. 464), lediglich den weiblichen Mundteilen Raum bieten soll und nicht das Sammelbecken eines Fraßstoffes darstellt. So befinden sich

die MP-Felder in jenen Winkeln des gelben Frontalbereichs, die vom seitlichen Abfall zur Kopfgrube, den Antenneneinlenkungen und dem unteren Innenrand der Komplexaugen begrenzt werden (Abb. 100). Die LP-Felder liegen in den seitlichen Eindellungen der postclypealen Grubenvorderwand. Alle diese Sekretstellen setzen sich aus Poren mit eng- und weitlumiger Kanalfortführung zusammen (Abb. 100 und 101). Die gesamte Frontalregion ist einschließlich der Grubenvorderwand von Drüsengewebe unterlagert.

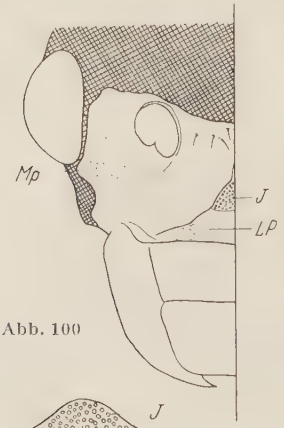


Abb. 100

Abb. 101

Abb. 100. *Malachius bipustulatus*, ♂. Topographische Darstellung der frontalen Kopfregion (rechte Hälfte). *I* Insertionen der nicht eingezeichneten Sensillen; *MP* MP-Feld; *LP* LP-Feld

Abb. 101. *Malachius bipustulatus*, ♂. Grubenvorderwand. *I* Sensilleninsertionen; *Dp* Drüsenporen (LP-Feld)

M. aeneus L. *Eidonomie* (Abb. 102 und 103). Im Vergleich zu *M. bipustulatus* steht der Kopfgrubenexcitator von *M. aeneus* auf einer niedrigeren Evolutionsstufe. Die zwischen den Ansatzstellen der Antennen liegende Stirnpartie des breiten männlichen Kopfes fällt schräg nach vorn ab, um dann in die wenig tiefe und durch einen medianen Grat in zwei symmetrische Hälften geteilte Grube überzugehen. Diese wird distal von der postclypealen Grubenvorderwand begrenzt, die keinerlei napfförmige Vertiefungen aufweist, sondern in ihrer ganzen Ausdehnung konvex gewölbt ist, nicht so steil wie bei *M. bipustulatus* ansteigt und an ihrem Übergang in den distalen Grubenboden weder eine scharfe Kante noch median eine Grubennase ausbildet. Lediglich unterhalb des Gratansatzes läßt die Vorderwand eine leichte Eindellung erkennen. Die Einzelelemente des ebenfalls gescheitelten Sensillenschopfes reichen nicht so weit seitlich wie bei *M. bipustulatus*. Mit Abb. 104 wird dem männlichen Kopf die Frontoclypealregion eines ♀ gegenübergestellt (Postclypeus!).

Sensillen (Abb. 103). Die meisten Haarsensillen laufen spitz aus, besitzen also nicht jene für *M. bipustulatus* festgestellte spatelförmige Verbreiterung. Wenn sie auch nur bis zur Mitte der beiden Vertiefungen reichen, so zeigt doch unser Übersichtsbild (Abb. 103), daß gerade hier sich eine Porengruppe befindet und somit auch für *M. aeneus* die Möglichkeit einer kapillaren Sekretaufnahme gegeben sein könnte. Diese Stelle des Grubenbodens ist auch mit den bereits für *M. bipustulatus*

festgestellten Kleinstsensillen besetzt, während im mittleren Bereich der zwischen den Antennengruben abfallenden Stirnwand einige Mikrosensillen nachweisbar sind. Die Grubenvorderwand weist nur an ihrer

Abb. 102. *Malachius aeneus*, ♂. Kopf frontal, schräg von oben. 40:1

distalen Begrenzung zum Anteclypeus einige wenige (meist zwei) kräftigere median lokalisierte Sensillen variabler Länge auf.

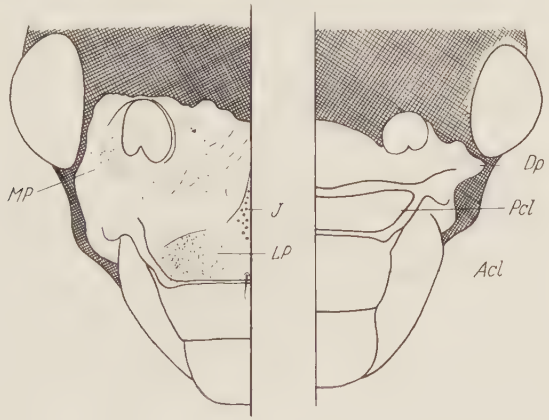


Abb. 103 Abb. 104

Abb. 103. *Malachius aeneus*, ♂. Topographische Darstellung der frontalen Kopfregion (rechte Hälfte). *I* Insertionen der nicht eingezeichneten Sensillen; *MP* MP-Feld; *LP* LP-Feld

Abb. 104. *Malachius aeneus*, ♀. Frontale Kopfregion (linke Hälfte). *Dp* Drüsenporen; *Pcl* Postclypeus; *Acl* Anteclypeus

Porenfelder (Abb. 103). Die Antenneneinlenkungen sind seitlich, distal und median von Drüsenporen umgeben. Eine Verdichtung der Porenelemente in jenem dem Augenrand genäherten Abschnitt der Frontoclypealregion, entsprechend den MP-Feldern des männlichen

M. bipustulatus-Kopfes, ist auch hier vorhanden, wenn auch weniger ausgeprägt. Die Porenbestückung der vorderen Grubenwand verteilt sich über deren Gesamtfläche und läßt keine deutliche Beschränkung auf zwei dem Kontakt der Labialpalpen ausgesetzte Zonen erkennen. Die beachtliche Porendichte gewährleistet jedoch eine Sekretvermittlung durch dieses gemeinsame (unpaare) LP-Feld.

IV. Weitere männliche Merkmale sexualbiologischer Bedeutung

1. Die „Sägemembran" am Fühler des Anthocomus fasciatus-Männchens

Welch wertvolle und interessante Merkmale den Systematikern an ihrem Trockenmaterial entgehen, zeigt auch die Entdeckung einer

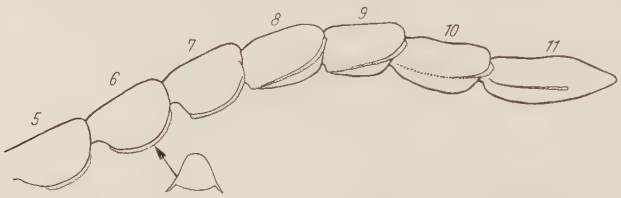


Abb. 105. *Anthocomus fasciatus*, ♂. Linke Antenne von der Seite. Glieder 5—11 mit paarigen Sägemembranen. (Zu Glied 6 Querschnitt)

eigenartigen und äußerst charakteristischen Differenzierung am Fühler des *Anthocomus fasciatus*-♂. 5.—11. Glied seiner Antennen tragen auf jeder Seite eine waagerecht oder ventrolateral abstehende, unpigmentierte Kuticularmembran, deren Rand deutlich gezähnt ist. Die Anordnung dieser „Sägemembranen" (ihre Zähne sind allerdings nicht spitz, sondern gerundet) an den einzelnen Antennengliedern vermittelt Abb. 105, die den in Frage kommenden Endabschnitt eines Fühlers in Seitenansicht zeigt, während uns Abb. 106 das letzte (11.) Glied, dessen Membranpaar nicht bis zur Spitze reicht, von ventral gesehen bietet. Ich deute die Sägemembranen als Strukturen, die während des Fühlertrillerns die Tangorezeptoren der weiblichen Antennen sehr nachdrücklich ansprechen und einen besonders hohen Stimulationseffekt des frontalen Partnerkontaktes gewährleisten. Den ♂♂ von *Anth. bipunctatus* und *Anth. coccineus* fehlen solche Membranen. Es steht aber noch dahin, ob diese vielleicht gar dem *Fasciatus*-Typ und dem Subgenus *Paremballus* generell eigen sind.

2. Der „Tarsalkamm" und seine Funktion

Die ♂♂ einiger Malachiidengattungen (unter anderem *Axinotarsus* und *Attalus*) zeigen als zusätzliches oder alleiniges sekundäres männliches Merkmal eine Umbildung ihrer Vorderextremitäten, der in der Systematik

unserer Käfer großer Wert beigemessen wird. Es handelt sich um eine Verlängerung des 2. Tarsengliedes (wir zählen mit dem proximalen Glied beginnend), an deren distaler Spitze zu einem Kamm vereinigte, stark sklerotisierte Zähne stehen (Abb. 107). Das folgende 3. Tarsalglied ist ungefähr in der Mitte dieses zweiten Gliedes eingelenkt und kann mitsamt des restlichen Tarsus (Glied 4 und 5) in etwas schräger Richtung

Abb. 106. *Anthocomus fasciatus*, ♂. Letztes Antennenglied, ventral

zurückgeklappt werden, wodurch eine beträchtliche Verkürzung des Vorderbeines erreicht wird, das 2. Glied quasi an Stelle des Prätarsus tritt und der nach innen gerichtete Zahnkamm zum „Endorgan" der Extremität wird.

Die funktionelle Rolle dieser Einrichtung erschien fraglich. A. Evers blieb während unserer Gespräche bei seiner Auffassung, daß der Tarsal-

kamm eine völlig funktionslose, atelische Bildung sei. Dieser Meinung konnte ich mich nicht anschließen und sah folgende Möglichkeiten des „Einsatzes" dieses modifizierten Tarsengliedes nach vollzogener Beinverkürzung:

1. Es handelt sich um einen männlichen Putzapparat.

2. Beim Vorderbeinschlagen in der frontalen Phase des Balzgeschehens wird durch den freigelegten Tarsalkamm eine verstärkte mechanische Reizung der Partnerin erzielt.

3. Das ♂ verankert sich während des Kopulationsaktes mittels des Tarsalkammes am ♀.

Zu 1.: Ich habe sowohl *Axinotarsus pulicarius-* als auch *A. marginalis-*♂♂ unter starker Lupenvergrößerung sehr eingehend beim Putzgeschäft beobachtet, der Klappmechanismus wurde dabei jedoch niemals betätigt.

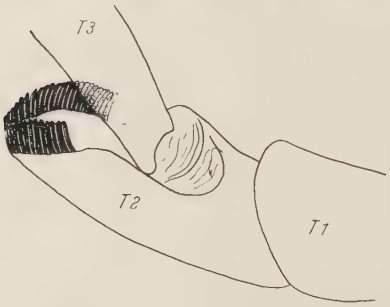


Abb. 107. *Axinotarsus pulicarius*, ♂. 2. Tarsalglied des rechten Vorderbeines von hinten-innen. *T 1, 2, 3* Tarsalglieder 1—3

Zu 2.: Auch während des frontalen Kontaktes der *A. pulicarius*-Balz war ein Gebrauch des Kammes nicht festzustellen. Dies war auch kaum zu erwarten, sind doch selbst der Excitatoren völlig entbehrende Gattungen wie z. B. *Attalus* mit dieser Differenzierung versehen.

Zu 3.: Dieser Deutung des Tarsalkammes neigte ich von vornherein am meisten zu. Ihre Richtigkeit wird bereits durch eine Beobachtung ABEILLE DE PERRINS (1891) bestätigt, der sich diesbezüglich wie folgt äußerte:

»Cette disposition étant propre au sexe mâle, j'ai pensé qu'elle devait être utilisée dans l'acte de l'accouplement et j'ai pu m'en assurer de visu sur *Attalus varitarsis* que j'ai observé a ce point de vue: au moment de la copulation, les 3e, 4e et 5e articles se relèvent complètement en arrière, un peu par côté et s'immobilisent, eux et leurs ongles, pendant que le prolongement du 2e article s'enfonce dans les côtés du sternum de la femelle et s'y assujettit fortement au moyen de son crochet. De la sorte, l'adhérence des deux conjoints est tellement solide que, même lorsque l'acte est terminé, la mâle continue à rester soudé à sa femelle qui le transporte avec elle.«

Die Vorderbeinhaltung des kopulierenden *A. pulicarius-*♂ zu beobachten gelang mir leider noch nicht, da sich bei den nur kurzen Kopulationsakten dieser Art „die Ereignisse stets überstürzten", und unter den sonst gut gelungenen Leica-Fotos war ausgerechnet das der Kopula unscharf.

F. Ethologischer Teil

I. Das Paarungsverhalten der Malachiiden mit Elytralorganen

1. Allgemeines

In seinen Grundzügen ist der Balzablauf der Malachiiden durch die Lage der vom ♂ dargebotenen Organe bestimmt, und es erscheint selbstverständlich, daß bei Arten elytraler und cranialer Excitatorenlokalisation die Zuwendung derart ausgezeichneter Körperpole eine wichtige Rolle im Handlungsgeschehen einnimmt. Diese Tatsache schließt jedoch die Spezifität gewisser Einzelhandlungen und ihrer Aufeinanderfolgen nicht aus; müssen doch in der eine Fülle artenreicher Gattungen umfassenden EO-Lokalisationsgruppe vielfältige Abwandlungen des Balzgeschehens geradezu erwartet werden. Leider stehen uns keine Beobachtungen eng verwandter, den gleichen EO-Typ aufweisender Arten zur Verfügung, so daß die Frage nach Art- oder Typenspezifität des Verhaltens für die EO-Malachiiden noch unbeantwortet bleiben muß. Artspezifisches Verhalten würde die Frage nach seiner Rolle als artisolierender Mechanismus aufwerfen, die auch bezüglich der Excitatoren gestellt werden könnte. Ganz davon abgesehen, daß sich Populationen nah verwandter Arten nur selten mit übereinstimmender sexueller Periode am gleichen Biotop finden dürften, ist jedoch anzunehmen, daß jene von mir beobachteten Wege zur Vermeidung von Artkreuzungen auch bei einander sehr nahestehenden Species zum Ziele führen. Es handelt sich um die Vorgänge der Art- und Geschlechtserkennung, die nicht immer scharf voneinander zu trennen sind, sich bei der Begegnung der Partner vollziehen und über das Zustandekommen einer Balz von vornherein entscheiden. Eine frühzeitige Erkennung, mag sie optischer, olfaktorischer oder kontaktchemorezeptorischer Art sein, ist im Insektenreich offenbar weit verbreitet, und eine Verlagerung Fremdverpaarung hindernder Faktoren in das Balzgeschehen oder gar den Kopulationsvorgang selbst, bedeutete bei Insekten wie den Malachiiden, die innerhalb einer kurzen Imaginal- und Sexualperiode erst nach lang andauernden Stimulationsakten zur geschlechtlichen Vereinigung gelangen, unnütze Zeitverschwendung.

Bei allen von mir beobachteten EO-Arten zeigte sich zunächst, daß die Begegnungen der Geschlechter, wie schon Evers für *Axinotarsus pulicarius* vermutete, allein dem Zufall überlassen ist. Es war keine Fernanlockung durch Duftstoffe feststellbar, und Pärchen, die, ohne sich optisch wahrnehmen zu können, in unmittelbarer Nähe voneinander saßen, reagierten nicht aufeinander. So werden die Begegnungschancen allein durch Individuendichte, Geschlechtsverhältnis und Aktivität der Tiere (vor allem der ♂♂) bestimmt. Visuelle Eindrücke sind es, die einer „näheren Bekanntschaft" vorausgehen, und erst

nach dieser Arterkennung weisen sich die Käfer bei engerem Kontakt offenbar durch ein kontaktchemorezeptorisch oder naholfaktorisch wahrnehmbares „Legitimationssekret" als möglicher Partner aus[1]. Diese Geschlechtserkennung — einem bilateralen Balzgeschehen *muß* eine solche ja vorausgehen — vollzieht sich bei *Axinotarsus pulicarius* und *Anthocomus fasciatus* durch gegenseitige antennale Kontaktaufnahme oder einseitige Antennenberührung, wobei im letzteren Fall die Erkennung zunächst auf den aktiven Teil beschränkt bleibt. Bei den genannten Arten hat eine beiderseitige Fühlerberührung geschlechtsverschiedener Tiere in der Regel die erste Balzbewegung des ♂, nämlich Organzuwendung durch Drehung um 180°, zur Folge, während gleichgeschlechtliche Kontakte feindselige Reaktionen hervorrufen. Selbst über die etwa fehlende Primärbereitschaft des ♀ auf Grund endogener Faktoren[2] scheint das ♂ durch den Fühlerkontakt Auskunft zu erhalten. In Fällen eines Versagens optischer Arterkennung wird eine solche nachträglich durch antennale Berührung gewährleistet, wie diese überhaupt endgültigen Aufschluß über Geschlecht und Artzugehörigkeit des Partners zu geben scheint. So kam es an meinem Fundplatz in Bräuningshof, wo *Anthocomus fasciatus* und *Anthocomus bipunctatus* gemeinsam auftreten, zu einer Begegnung eines *Anth. bipunctatus*-♂ mit einem *Anth. fasciatus*-♀. Da ersteres anscheinend nicht in der Lage war, den fremden Gattungsangehörigen visuell als solchen zu erkennen, und in dem ♀ einen Artgenossen sah, nahm das ♂ einen kurzen Fühlerkontakt auf, der zum sofortigen Auseinanderweichen des ungleichen Paares führte. Es steht dahin, ob das durch die Antennen wahrgenommene und gebotene Legitimationssekret stets von antennalen Drüsenporen selbst abgeschieden (s. S. 468) oder den Fühlern sekundär aufgetragen wird. Die Perzeption eines solchen Stoffes setzt allerdings die Fähigkeit der Antenne zur Kontaktchemorezeption voraus. Ganz davon abgesehen, daß diese von nahstolfaktorischen Wirkungen schwer abzugrenzen ist, wurde eine solche den mandibulaten Insekten generell abgesprochen (FRINGS und FRINGS 1949). Inzwischen haben jedoch ROTH und WILLIS (1954) antennale Kontaktchemorezeption eines weiblichen Geschlechtsspezifikums durch *Blatella germanica*-♂♂ nachgewiesen. Nach HEINTZE

[1] Für *Drosophila* wies MAYR (1950) die große Bedeutung der weiblichen Antennen für die Erkennung des arteigenen ♂ nach.

[2] Fehlende Primärbereitschaft des ♀ kann zwei Ursachen haben:

1. Die ♀♀ gestatten nur einmalige Begattung.

2. Die Kontaktbereitschaft des ♀ ist, wie RENNER (1952) dies für Feldheuschrecken nachwies, vom augenblicklichen Zustand des Genitalapparates abhängig, d. h. immer kurz vor der Eiablage, wenn die Eier in die Oviducte einwandern, lassen sich die ♀♀ auf keinerlei Sexualhandlungen ein. (Hemmung der für geschlechtliche Kontakte notwendigen Corpora allata-Aktivität durch einen in gereiften Eiern entstandenen Stoff? ENGELMANN 1957, 1960.)

(1925) und Funke (1957) ist auch bei Bockkäfern „die durch Tasten vermittelte Geruchswahrnehmung für das Zusammenfinden der Geschlechter besonders wichtig" (Funke) und geblendete *Cerambyx*-♂♂ erkannten die ♀♀ durch Berührung mit den Antennen (Döhring 1955). Taktile Reize scheinen mir dagegen für eine derart sexualspezifische „Nachrichtenübermittlung" kaum in Frage zu kommen, stehen sie doch hinsichtlich der Unverwechselbarkeit zur Verfügung stehender Qualitäten sicher weit hinter den „chemischen Methoden" zurück. Ohne antennalen Kontakt geht die Geschlechtserkennung jedoch bei *Malachius marginellus* vor sich. Bei diesem Malachiiden führt jede und auch jene die Balz einleitende Konfrontierung der Partner zu einem feindseligen Aufeinanderzufahren, während dessen das Geschlecht des Partners über Sekrete vermittelt werden dürfte, die aus Drüsenporen der Frontoclypealregion stammen (s. S. 400). Es bleibt offen, ob hier ein Nahduft wirksam ist oder gar Rezeptoren der Mundteile kurzzeitig mit diesen Sekretionsorten in Berührung geraten.

Schon auf die erste (meist sehr kurze) gegenseitige Antennenberührung (♂ FS, ♀ fs) reagiert das EO-♂ mit einer Kehrtwendung um 180° (Organzuwendung = OZ). Das ♀ sieht sich dadurch unvermittelt dem männlichen Hinterende gegenüber und beißt in das ihm dargebotene Elytralorgan (Organbiß = ob):

FS, fs — OZ — ob ...

Diese Organzuwendung durch das ♂ (OZ) vollzieht sich bei *Axinotarsus pulicarius* und *Anthocomus fasciatus* kurz und schnell, ja ruckartig, während *Anthocomus coccineus* diesen Akt der Darbierung wesentlich ruhiger ausführt, wie überhaupt für diese Art eine deutliche Verlangsamung sämtlicher Balzhandlungen — der „Organbiß" stellt hier ein länger andauerndes Knabbern (Organknabbern = ok) dar — gilt. Weniger plötzlich vollzieht auch das *Malachius marginellus*-♂ seine hier anfänglich auf die schon erwähnte „frontale Auseinandersetzung" (FA, fa) folgende Drehung:

FA, fa — OZ — ob ...

Nicht immer jedoch muß diese männliche Bewegung an einen frontalen Kontakt anschließen oder dem weiblichen Organbiß vorausgehen. So folgt der rückwärtigen antennalen Berührung (RB) des abgewandten *Anthocomus coccineus*-♀ in der Regel eine sofortige Organzuwendung des ♂ und das sich seinerseits umwendende ♀ sieht sich sogleich dem Elytralorgan gegenüber, dessen „Einladung zum Sekretgenuß" es dann nachkommt:

... RB — OZ — ♀180 — ok ...

Ein Ausbleiben der männlichen OZ führt dagegen zu erneuter Konfrontierung der Partner:

... RB — ♀180 — FS, fs ...

Nach dem sich der frontalen Auseinandersetzung anschließenden Biß in die Excitatoren versucht das *Malachius marginellus*-Pärchen im Verlauf des folgenden Handlungsgeschehens die stark angriffsauslösenden und einen günstigen Balzverlauf zweifellos gefährdenden Konfrontierungen tunlichst zu vermeiden. Während das ♂ im Anschluß an einen Organbiß der Partnerin in seiner Position verharrt, sich also nicht zurückdreht, vollzieht das ♀ eine 180°-Wendung, die vielleicht schon als Andeutung einer primären Kopulationsbereitschaft (s. später) aufgefaßt werden kann. Nachdem nun beide Tiere derart „gefahrlos" Hinterende an Hinterende stehen, veranlaßt das ♂ durch eine im Balzgeschehen der Malachiiden bisher einzig dastehende Handlung seine Partnerin zu Umkehr und Organbiß. Es ertastet nämlich durch kitzelnde Bewegungen seines verlängerten Hinterleibes die Abdomenspitze des ♀ (Abdomenkitzeln = KI), das sich daraufhin umdreht und in die Excitatoren beißt, um sich dann wieder zurückzudrehen:

... ob — ♀ 180 — KI — ♀ 180 — ob — ♀ 180 ...

Das ♂ kitzelt nun wieder erneut oder dreht sich seinerseits um 180° und schreitet zu der mit den Mundteilen oder Antennen ausgeführten Berührung des weiblichen Hinterendes — eine in der Malachiidenbalz sehr wichtige Handlung, die wir noch kennenlernen werden — durch die es die Kopulationsbereitschaft des ♀ prüft. Das ♀ weiß jedoch sehr wohl zu unterscheiden, welcher Art der vom ♂ gesetzte Tastreiz ist, bezeugt seine Kopulationsbereitschaft durch ruhiges Verharren oder die noch vorhandene Unlust zur Begattung durch eine kurze Bewegung nach vorn (vl) und hütet sich im letzteren Fall eine zur Konfrontierung führende Rückdrehung vorzunehmen, sondern wartet bis das erneut rückgedrehte ♂ durch Abdomenkitzeln zu dem nunmehr mit gefahrloser Umwendung verbundenen Organbiß auffordert:

... P — vl — ♂ 180 — KI — ♀ 180 — ob ...

Wenn auch die überaus große Empfindlichkeit der Malachiiden Experimente im Sinne einer analytischen Verhaltensforschung ausschließt und zu einem weitgehend deskriptiven Vorgehen zwingt, so versuchte ich doch an einem günstigen Objekt, nämlich dem auch unter Laborbedingungen Balzspiele zeigenden *Axinotarsus pulicarius*, einen Eingriff vorzunehmen, der die Frage nach den Auslösern des weiblichen Organbisses klären sollte. Von der außerordentlichen Bewegungsintensität dieser Art beeindruckt und noch ohne Kenntnis der oben geschilderten Vorgänge bei *Malachius marginellus* glaubte ich damals, daß der Drehbewegung des ♂ eine wesentliche Auslösefunktion zukäme. Ich schnitt daher dem ♂ eines meiner in Petrischalen gehaltenen *A. pulicarius*-Pärchen die Elytrenspitzen einschließlich der gelben Zone ab und hoffte so, die gelbe Farbe und einen eventuellen Nahduft

des Excitators als mögliche Auslöser auszuschalten. Das derart verstümmelte Tier wurde dann wieder dem ♀ beigegeben, mit dem es vorher im Glas zu Balzabläufen gekommen war. Nach diesem operativen Eingriff nahm es nicht wunder, daß sich das ♂ zunächst zu keinerlei sexuellen Handlungen mehr bereit fand. 24 Std später jedoch — in dieser Zeitspanne wurde nicht kontinuierlich beobachtet, sondern das Glas nur hin und wieder kontrolliert — beantwortete das ♂ einen Fühlerkontakt mit Organzuwendung und das (allerdings nicht erfahrungslose) ♀ biß in die Stelle, wo sich der Excitator hätte befinden müssen und jetzt die häutigen Hinterflügel frei lagen. Damit schien es sehr wahrscheinlich, daß diese vom ♀ optisch wahrgenommene Organzuwendung des ♂ den Beißakt auslöst. Erst später gelang es mir bei *A. pulicarius* weibliche Organbisse zu beobachten, die keinesfalls durch eine männliche Drehbewegung ausgelöst sein konnten. Hierzu zwei Protokollauszüge:

1. Auf das Frontalspiel folgt OZ des ♂. Zur gleichen Zeit dreht sich auch das ♀ um 180° und sieht sich nach der anschließenden Rückdrehung dem Hinterende seines Partners gegenüber. Es erfolgt sofort Organbiß.

2. Die Partner haben sich nach mehreren Beißakten verloren. Das ♀ läuft den Halm entlang und stößt wieder auf das ♂, das ihm zufällig das Hinterende zukehrt. Es erfolgt sofortiger Biß des ♀ in die Excitatoren.

Auch ein *A. pulicarius*-♀ das Evers in der Glasschale mit einem verendenden oder in Katalepsie befindlichen ♂ zusammenbrachte, biß in die Excitatoren dieses regungslosen Tieres (Evers 1960). Vergegenwärtigen wir uns überdies die Tatsachen, daß das „gekitzelte" *M. marginellus*-♀ nach einer Kehrtwendung in die Elytralorgane seines in zugewandter Position verharrenden Partners beißt, das ♀ von *Anthocomus coccineus* bei bestimmten Handlungsfolgen (RB — OZ — ♀ 180 — ok ...) die Organzuwendung des ♂ kaum wahrnehmen dürfte und auch der Knabberakt der noch zu besprechenden KG-Arten der Möglichkeit eines derartigen Auslösers entbehrt, dann scheint als adäquater Reiz auf den der AAM für die Biß- oder Knabberbewegung des ♀ anspricht, allein ein von der Elytre ausgehender Nahduft in Frage zu kommen. Der im Experiment gelungene Biß in nicht vorhandene Excitatoren kann, wenn wir von der bei erfahrenen ♀♀ gegebenen Möglichkeit einer Selbstdressur auf Bewegungen und diesem Falle allerdings nicht mehr vorhandene Farben absehen, durch den Duft zurückgebliebener Sekretspuren (Schnittfläche!) ausgelöst worden sein, wenn nicht überhaupt die Sekrete normaler elytraler Drüsenporen, die nach der Amputation ja noch in genügender Zahl vorhanden waren, für die Herbeiführung der weiblichen Handlung auf olfaktorischem Wege mitverantwortlich sind.

Bleibt der Excitatorenbiß des ♀ nach der männlichen Organzuwendung zunächst aus — die ♀♀ legen zwischen den Beißakten nicht selten Putzpausen ein — dann schiebt sich das in erregter Bißerwartung

befindliche ♂ langsam rückwärts, um seine Flügeldeckenspitzen in die Nähe des weiblichen Kopfes zu bringen. Diese Distanzverringerung, die bei Annahme eines bißauslösenden Nahduftes durchaus sinnvoll erscheint, führt auch in der Regel zum beabsichtigten Erfolg.

Während des Organbisses verharrt nur das *Anthocomus fasciatus*-♂ in Ruhe, während das der übrigen Arten mit z. T. sehr heftigen Bewegungen der Hinterextremitäten reagiert. Dieses Beinhochwerfen geschieht außerordentlich schnell (s. *A. pulicarius*, S. 498), nur das *Anthocomus coccineus*-♂ vollzieht diese Handlung wiederum im „Zeitlupentempo", und für *Malachius marginellus* konnte oftmals eine Verzögerung dieser Reaktion beobachtet werden. Da, wie noch berichtet werden wird, die KG-Arten während des Knabberaktes ebenfalls Bewegungen der Vorderbeine zeigen, kann aus dem Gebrauch des jeweils dem Excitator genähert liegenden Beinpaares auf eine ursprüngliche Abwehrbewegung geschlossen werden, die nur noch als Ausdruck taktil hervorgerufener „lustbetonter" Erregung nicht mehr zum Verursacher gerichtet verläuft (EO-Arten) oder gar (KG-Arten) in den Grenzen der Intention verbleibt. Jedoch auch die Vorderbeine des ♀ können während seiner Beschäftigung mit den männlichen Elytralorganen in Tätigkeit treten. So greifen die ♀♀ von *Anthocomus coccineus* und *Axinotarsus pulicarius* nach dem Hinterende ihres Partners, wobei das *A. pulicarius*-♀ oftmals noch während es die Distalappendices seines „Vordermannes" mit den Mandibeln faßt (Abb. 113), diesen geradezu wegzuschieben versucht, eine wohl ebenfalls in Abwehrtendenzen wurzelnde Erregungshandlung, durch die jene dem ♂ beim Organbiß vermittelten mechanischen Reize zweifellos erhöht werden.

Angebot des Excitators und anschließender Beißakt vollziehen sich während der Balzabläufe in unermüdlicher Wiederholung; bei *A. pulicarius* unter Zwischenschaltung frontaler Stimulationen durch gegenseitiges Betrillern mit den Antennen, das mit zunehmender Erregung der Tiere immer heftiger wird, wobei schließlich auch die Vorderbeine den gegenüberstehenden Partner heftig zu betrommeln beginnen. Auch *Anthocomus fasciatus* betrillert sich heftig mit den Fühlern; hier wird die mechanische Wirkung der männlichen Antennen durch deren „Sägemembranen" (s. S. 478) noch verstärkt. Eine durch jenen taktil wirkenden Reizapparat schon während der Konfrontierung herbeigeführte stärkere Erregung des ♀ dürfte aber kaum der Grund dafür sein, daß bei *Anth. fasciatus* mehrfach wiederholungslose, direkt zur Kopula führende Handlungsketten zu beobachten waren. Vielmehr scheint hier das ♀ von Anbeginn über eine weitgehende Primärbereitschaft zu verfügen. Im kontinuierlichen Handlungsablauf dieser Art, dem einzigen Beißakt folgend, jedoch erst im fortgeschrittenen Stadium des durch Wiederholungen gekennzeichneten Balzgeschehens anderer

EO-Species, kommt es zu einer für das Paarungsverhalten auch der KG-Arten und wohl überhaupt aller mit Excitatoren ausgerüsteter Malachiiden sehr charakteristischen Handlungsfolge. Im Anschluß an einen Organbiß dreht sich das ♀ um 180° und das sich — häufig nach einer mehr oder minder langen Zeit des Wartens auf einen erneuten Biß (es können deren mehrere hintereinander folgen) — rückdrehende ♂ steht dem Hinterende seiner Partnerin gegenüber, das es daraufhin mit Antennen oder Mundwerkzeugen berührt. Diese prüfende Berührung (P) gibt ihm Auskunft darüber, ob die durch jene eben vollzogene Drehung bekundete sexuelle Bereitschaft des ♀, für eine Duldung der Kopula schon ausreichend ist. Bei *Axinotarsus pulicarius* konnten auch an das Frontalspiel anschließende Wendungen des ♀ registriert werden, denen sich niemals eine erfolgreiche Prüfung anschloß,

... FS, fs — ♀ 180 — P — ♀ 180 — FS, fs ...,

meist eine sofortige Rückdrehung des diese Handlung „bereuenden" ♀ folgte,

... FS, fs — ♀ 180 — ♀ 180 — FS, fs ...,
— bzw ♀ 360° —

oder die in ihrem Bewegungsablauf nur wenige Grade erreichten, sofort zurückgenommen wurden und mithin Intention blieben. Alle Insekten reagieren auf rückwärtige Berührung durch Flucht oder Abwehr, wobei letztere wohl in den meisten Fällen eine Zuwendung des „bewaffneten" Vorderendes zur Gefahrenquelle voraussetzt. Aus diesen beiden Möglichkeiten leitet sich auch die Antwort des noch paarungsunlustigen ♀ ab, das bei *A. pulicarius* sich sofort zum frontalen Kontakt zurückdreht,

... ob — ♀ 180 — ♂ 180 — P — ♀ 180 — FS, fs ...,

oder wie dies für *Anth. fasciatus* und *Malachius marginellus* die Regel ist, durch Intention zur Flucht, d. h. einen kleinen Schritt vorwärts seine Ablehnung bekundet. Es entspricht jener nur schwach ausgebildeten Wiederholungstendenz der *Anth. fasciatus*-Balz, daß hier das ♀ tatsächlich sehr oft in Anschluß an die männliche Anfrage das Weite sucht, bei Beantwortung durch Vorlauf jedoch ebenfalls die Kette abgebrochen wird und das ♂ durch Überholen seiner Partnerin erneut Konfrontierung suchen muß. Das *M. marginellus*-♀ bleibt, wie schon geschildert, nach dem ablehnenden Vorlauf still sitzen und das ♂ übernimmt durch Umwendung und nachfolgendes Abdomenkitzeln die erneuten Organbiß hervorrufende Initiative. Eigenartigerweise kann die prüfende Berührung seitens des *Anth. coccineus*-♂ in einen Knabberakt am excitatorenlosen Hinterende des ♀ übergehen, auf den die ♀♀, von denen eines sogar sein Körperende dem Partner erwartungsvoll entgegenschob, ebenfalls mit Hinterbeinbewegungen reagierten. Eine solche Bivalenz des Verhaltens kann sekundären Ursprungs sein, und es wäre

verfrüht, auf Grund eines solchen Tatbestandes Schlüsse über die Evolution der darbietenden Excitatoren und der ihrem Gebrauch zugeordneten Instinkthandlungen zu ziehen. Die gültigsten Aufschlüsse könnten hier vom Verhalten excitatorenloser Arten gewonnen werden, an denen aber bisher keinerlei Knabbertendenzen, sondern leider nur reines Vergewaltigerverhalten beobachtet werden konnte (*Attalus* — mündliche Mitteilung, EVERS).

Bleibt das ♀ nach der prüfenden Berührung durch das ♂ ruhig sitzen, dann schreitet letzteres zur Kopula, indem es seine Partnerin besteigt, die jedoch jene mit Mühe erreichte Endhandlung nicht selten durch Abwehrbewegungen der Hinterbeine verkürzt oder gar verhindert. Von derart ausgesprochenen Kopulationsversuchen abgesehen (*A. pulicarius*, *Anth. coccineus*), war es EVERS nie gelungen einen wirklichen Kopulationsakt zu beobachten. Da auch die Durchsicht der umfangreichen Literatur (1650 Arbeiten) und eine Umfrage unter Coleopterologen keine diesbezüglichen Hinweise ergaben, vermutete EVERS (1956), „daß die Kopula bei den Malachiiden wahrscheinlich außerordentlich kurz dauert" und deshalb „bis jetzt noch keine Kopula gesehen worden ist". Allerdings beobachtete STAMMER (unpubliziert) bereits vor vielen Jahren eine in der Glasschale zustande gekommene *Troglops*-Begattung, und EVERS hatte, als meine Studien bereits als Protokoll vorlagen und das Verhalten dreier Arten im Film festgehalten war, auf den Kanarischen Inseln Gelegenheit, Vergewaltigungskopulae dort lebender Arten der excitatorenlosen Gattung *Attalus* zu sehen (mündliche Mitteilung).

Neben den später abzuhandelnden KG-Malachiiden *Troglops albicans* und *Malachius bipustulatus* war es *Anthocomus fasciatus*, an dem ich unter natürlichen Bedingungen die komplettesten Kopulationen mit Hilfe der Lupe beobachten konnte. Schon kurz nach der Einführung des Penis verfällt hier das ♂ in einen akinetischen Zustand, während dessen es die Umklammerung der Partnerin löst und bis zur sog. „Maikäferstellung" nach hinten überklappen kann. Diese „orgastische Starre" (MATTHES 1959) währt einige Minuten (s. S. 504), so daß man mitunter mit einem anhängenden „ohnmächtigen" ♂ umherlaufende *Anth. fasciatus*-♀♀ antrifft. Nach dem „Erwachen" nimmt das ♂ wieder Normalstellung ein. Für eine dieser Begattungen wurde eine Gesamtdauer von 7 min gestoppt. Neben dem KG-Malachiiden *Troglops albicans* erleidet auch das *Anth. coccineus*-♂ eine derart akinetische Phase, traf ich doch am Schilf ein schon im Endstadium der Kopula befindliches Pärchen an, dessen ♂ herabgeklappt am ♀ hing. Die sich auch im Glas abspielenden Balzabläufe dieser Art führten stets nur bis zum Kopulationsversuch, da die ♀♀ unter solch künstlichen Bedingungen eine starke Abwehrtendenz zeigen und auch die ♂♂ häufig atypisch

handeln, indem sie Vergewaltigungen versuchen, denen keinerlei Präliminarien vorausgehen. Dies gilt auch für *Axinotarsus pulicarius*, dessen von mir im Freien beobachteten und gefilmten Kopulationen ebenfalls sehr bald durch weibliche Abwehr beendet wurden. Ob die *A. pulicarius*-Begattung tatsächlich nur kurze Zeit dauert oder aber in ihrem kompletten Verlauf — eventuell auch hier mit orgastischer Erstarrung des ♂ — noch nicht zur Beobachtung kam, bleibt fraglich. Ein bei *A. pulicarius* trotz des wohl ausgebildeten Balzverhaltens noch nicht in „idealer" Weise erreichbarer Abbau der weiblichen Paarungsunlust, könnte eine obligat verhältnismäßig kurze Kopulationsdauer sowie den hier blitzschnellen, überfallartigen Aufstieg der ♂♂ bedingen und in der Ausbildung des männlichen Tarsalkammes, mit dem sich das kopulierende ♂ an seiner Partnerin verankert (s. S. 480), seine morphologische Ausprägung finden. Der sehr eigenartige Befund, daß *Axinotarsus marginalis* trotz funktionstüchtiger Excitatoren keinerlei Balzhandlungen zeigt, sondern hier die ebenfalls mit einem Tarsalkamm der Vorderbeine ausgerüsteten ♂♂ nach vorausgehendem kurzen Fühlerspiel durch einen ausgesprochenen Vergewaltigungsakt an das erstrebte Ziel zu gelangen versuchen, ist in diesem Zusammenhang von Interesse. Die vorübergehende Akinese des ♂ während der Begattung ist jedoch für die Malachiiden nicht typisch. Sie tritt bei *Malachius bipustulatus*, wie ich noch zeigen werden, nicht auf und kommt überdies auch bei anderen Insekten vor. Das bekannteste Beispiel ist *Melolontha* — Meisenheimer (1921) spricht hier von einem „lethargischen Zustand" —, aber ebenso für Acridier (Faber 1937), Hemipteren (Weber 1930) und Lepidopteren (Stride 1958) wird derartiges berichtet. Ich selbst beobachtete den entsprechenden Vorgang bis zum Zurückfallen in Maikäferstellung bei der Kopula des Canthariden *Cantharis obscura* L.

Da das Balzgeschehen der Malachiiden die Fähigkeit zur Unterscheidung der Körperpole des Partners voraussetzt, wobei polare Farbgebungen unter anderem eine Rolle spielen dürften, kamen inverse Kopulationsversuche bisher lediglich unter Laborbedingungen als Fehlhandlungen (*Anthocomus coccineus*, S. 507; unter den KG-Arten bei *Troglops albicans*, S. 517) zur Beobachtung.

2. Das Verhalten der Arten

Axinotarsus pulicarius. Durch Evers wurde das „Liebesspiel" von *A. pulicarius* 1948 beschrieben und dadurch erstmals mit dem Paarungsverhalten eines Malachiiden und dem Gebrauch der Excitatoren bekannt gemacht. Auch Latreilles Beobachtung, daß die „beilförmigen" Anhänge der männlichen Flügeldecken von den ♀♀ mit den Mandibeln ergriffen werden, um das fliehende ♂ festzuhalten, scheinen sich, wie Evers wohl richtig vermutet, auf *A. pulicarius* zu beziehen.

Dem Beobachter präsentiert sich dieser Malachiide als ein besonders reizvolles, possierliches und in der Handhabung relativ günstiges Objekt. EVERS (1960), der innerhalb eines Jahres in seinem Garten täglich von 18^{00}–18^{30} Uhr kescherte, ermittelte ein Geschlechterverhältnis ♂♂:♀♀ zwischen 1:3 und 1:4, wobei die ♂♂ zuerst auftreten, nach der ersten Woche Gleichstand der Geschlechter herrscht und dann die Zahl der ♂♂ mehr und mehr abnimmt. Dies entspricht auch meiner Beobachtung eines während der Sexualperiode günstigen ♂♂:♀♀-Verhältnisses. Während der Eversschen Jahresuntersuchung traten die Tiere vom 25. 6. bis zum 11. 8. auf. Das letzte ♂ konstatierte er am 25. 7. Im Laufe meiner Studien (Tabelle 2 und 3) erstreckte sich das *A. pulicarius*-Auftreten 1958 über den ganzen Monat Juli. Die Periode sexueller Aktivität begann am 7. 7. und nach dem 16. 7. kamen keine Balzhandlungen mehr zur Beobachtung. Ende Juli fanden sich nur noch ♂♂. 1959 begann die Auftretenszeit bereits in der zweiten Junihälfte (20. 6.). Die erste Balz konnte in diesem Jahr schon am 24. 6. notiert werden. 5. und 7. 7. brachten den Höhepunkt geschlechtlicher Aktivität und am 10. 7. beobachtete ich bei tropischer Hitze den letzten Balzablauf. Zu diesem Zeitpunkt hatte die Zahl der ♂♂ bereits merklich abgenommen. Acht Tage später waren keine ♂♂ mehr zu finden.

EVERS (1948a) studierte das Paarungsverhalten unserer Objekte an Pärchen, die er in eine Petrischale gesperrt hatte. Auch ich habe zunächst die *A. pulicarius*-Balz in Petrischale und Fangglas beobachtet. Wie meine späteren Untersuchungen am Biotop zeigten, ist jedoch in Gefangenschaft kein typischer Handlungsablauf gegeben, auch kommt es nie zur Kopula, sondern höchstens zu Kopulationsversuchen des ♂. Im Freien dagegen konnte das Verhalten in einigen Fällen bis zur Kopula verfolgt werden.

Wie alle Malachiiden, zeigt auch *A. pulicarius* nur an warmen Tagen sexuelle Aktivität. Sonniges Wetter ist für Beobachtungen besonders günstig, obwohl auch bei bedecktem Himmel — entsprechende Temperatur vorausgesetzt — Balzhandlungen ablaufen. ♂♂ und ♀♀ eilen an solchen Tagen auf den Gräsern umher, wobei die ohnehin behenderen ♂♂ einen aktiveren Eindruck machen. *Lolium*-Halme und -Blätter werden von den Tieren systematisch nach einem Geschlechtspartner abgesucht: die einzelnen Gräser wechseln die Käfer durch kurze Flüge oder Umsteigen am Grasgrunde. Mitunter sitzen die Tiere — vorwiegend die ♂♂ — mit dem Kopf nach unten, schräg abgespreizt am Grashalm; sie sind dabei mit Hinter- und Mittelbeinen verankert. In dieser Position werden mit den Vorderbeinen gern die Antennen geputzt, wie überhaupt die Malachiiden, schon EVERS betont dies, unermüdliche Putzer sind und selbst während der Balz Putzhandlungen einschieben. Jene abgespreizte Haltung am Gras nehmen nicht nur die anderen Malachiiden,

sondern — wie ich beobachten konnte — die verschiedensten Insekten (z. B. Schilfkäfer) ein.

Die Begegnung der Partner erfolgt rein zufällig. Dies stellte auch Evers für seine Petrischalen-Pärchen fest:

„Wenn man in einer Petrischale ein Männchen und ein Weibchen zusammenbringt, nimmt man stets von neuem wahr, daß sich die Tiere zu Beginn nicht zu bemerken scheinen. Die erste Begegnung findet rein zufällig statt[1]."

Da jedoch im geschlossenen Glasgefäß mit einem hinreichenden und den Käfern die Orientierung ermöglichenden Konzentrationsgefälle eines eventuell vorhandenen Duftstoffes sehr bald nicht mehr gerechnet werden kann (homogenes Duftfeld), schließt die Everssche Wahrnehmung eine Duftanlockung der Geschlechter noch nicht aus. Daß aber die ♂-♀-Begegnungen tatsächlich rein zufälliger Art sind, konnte ich im Freien immer und immer wieder feststellen. Sobald eine optische Wahrnehmung ausgeschlossen war, liefen die am gleichen Halm befindlichen Partner in geringer Distanz, ohne voneinander Notiz zu nehmen, aneinander vorbei. Während die Erkennung des Artgenossen durch den Gesichtssinn, allerdings auf verhältnismäßig kurze Entfernung, erfolgt, gibt erst eine gegenseitige Berührung der Antennen Aufschluß über das Geschlecht des Gegenübers. Trifft ein Käfer auf einen Artgenossen, der ihm sein Hinterende zuwendet, dann berührt er dessen rückwärtige Partien mit seinen Fühlern, und der so „angesprochene" reagiert durch sofotige Drehung um 180°, womit die für den ersten Fühlerkontakt erforderliche Konfrontierung erreicht ist. (Es besteht dabei die Möglichkeit, daß der Berührende auch schon durch diesen nicht frontalen, einseitigen Antennalkontakt über das Geschlecht des anderen Tieres ins Bild gesetzt wird.) Kontakte gleichgeschlechtlicher Art führen zu einem schnellen Auseinanderweichen der Tiere oder gar zu feindseligen Reaktionen. Solche kann man vor allem dann beobachten, wenn sich zwei ♂♂ begegnen, von denen eines mit einer Partnerin beschäftigt war. Hier folgt auf die Fühlerberührung ein heftiges Aufeinanderzufahren der Tiere, und es ist die Regel, daß einer der beiden Kontrahenten in eiliger Flucht das Weite sucht. Aber auch antennale Kontakte zwischen ♂ und ♀ lösen durchaus nicht immer den Beginn der Balz aus, sondern man erlebt es nicht selten, daß das ♀ nach einer solchen Berührung heftig zurückweicht und wegläuft oder davonfliegt. Noch innerhalb der Sexualperiode, allerdings nach ihrem Höhepunkt, zeigten während zweier Tage die Individuen dreier Fundplätze trotz günstiger Witterung eine solche gegenseitige Abneigung, daß es zu keinerlei sexuellen Kontakten kam. Auch die ♂♂ ergriffen nicht selten nach der ersten Berührung die Flucht, und der auf S. 390 geschilderte kannibalistische Überfall

[1] Den Zitaten aus Evers (1948a) liegt eine von mir gefertigte und gemeinsam mit dem Autor überprüfte Übersetzung aus dem Holländischen zugrunde.

geschah ebenfalls in dieser zweitägigen Phase der Abneigung. Es folgten dann wieder Tage, an denen durchaus noch Balzhandlungen zustande kamen. Eine Erklärung für diese „Appentenzlücke" vermag ich nicht zu geben. Zwei mögliche Ursachen für jene während der ganzen Periode sexueller Aktivität immer wieder zu beobachtenden ausgesprochen erfolglosen Kontakte zwischen den Partnern wurden bereits auf S. 482 (Fußnote 2) genannt. Die Geschlechtserkennung funktioniert augenblicklich, und ich kann EVERS nicht zustimmen, wenn er meint, daß auch die ersten Handlungen des „Liebesspiels" noch im Sinne einer Geschlechtserkundung gedeutet werden müßten:

„Die Tiere stellen sich dabei einander gegenüber und beginnen einander lebhaft mit den Fühlern und Vorderfüßen abzutasten. Durch dieses Abtasten müssen die Tiere imstande sein, direkt das Geschlecht des anderen Tieres festzustellen, da das Abtasten bei Tieren verschiedenen Geschlechtes stets friedlich verläuft, während es bei Tieren gleichen Geschlechts stets feindlich verläuft."

Die noch zu schildernden, einer gegenseitigen Stimulation der Partner dienenden Vorderbeinbewegungen sind jedoch am Geschehen der Geschlechtserkennung nicht mehr beteiligt; wenn sie einsetzen, haben sich die „Fronten" längst geklärt, und man wird ein Vorderbeinspiel nie bei gleichgeschlechtlichen Begegnungen antreffen.

Die Erstbegegnung eines sexuell appetenten ♂ mit einem handlungsbereiten ♀ verläuft in der Regel so, daß sich das ♂ nach einer außerordentlich kurzen gegenseitigen Berührung der Fühler sofort ruckartig um 180° dreht und damit der Partnerin seine an den Elytrenspitzen befindlichen Excitatoren zuwendet. Der erste antennale Berührungskontakt vermittelt den Tieren somit nicht nur die Geschlechtszugehörigkeit des Gegenübers und vielleicht dem ♂ die Primärbereitschaft des ♀, sondern er löst gleichzeitig die Drehung oder Organzuwendung (OZ) des ♂ und damit den Beginn der Balz aus.

Da der allmähliche Abbau der weiblichen Paarungsunlust eine mehrmalige Wiederholung der mit mechanischer Reizung beider Partner verbundenen Sekretperzeption durch das ♀ erfordert, stellt der Handlungsablauf keine progressiv zur Endhandlung (Endglied) führende Reaktionskette dar. Um jedoch der detaillierten Schilderung der Einzelphasen und der verschiedenen Möglichkeiten des Balzverlaufes eine vereinfachte Übersicht vorauszuschicken, sei das zur Kopula führende (bzw. zur Kopula führen sollende) Geschehen zunächst in Kürze unter Außerachtlassung aller Wiederholungen dargestellt, wie es uns in Wirklichkeit nie begegnet.

Der Anfangsphase, dem Frontalspiel (FS, fs), unter dem wir alle frontalen Stimulationen durch Antennen- und Vorderbeinbewegungen verstehen (Abb. 108a), folgt eine Drehung des ♂ um 180° (Abb. 108b, c), die Organzuwendung (OZ). Das ♀ antwortet durch

Beißen in die Excitatoren (ob) (Abb. 108d). Auf den Sekretgenuß reagiert das ♀ seinerseits durch eine Drehung um 180°, und auch das ♂ antwortet auf den Beißakt mit einer 180°-Wendung (Abb. 108f, g). Das nunmehr seinen Kopf dem Hinterende des ♀ zukehrende ♂ berührt kurz mit Fühlern oder Mundwerkzeugen Abdomen oder Elytrenspitzen

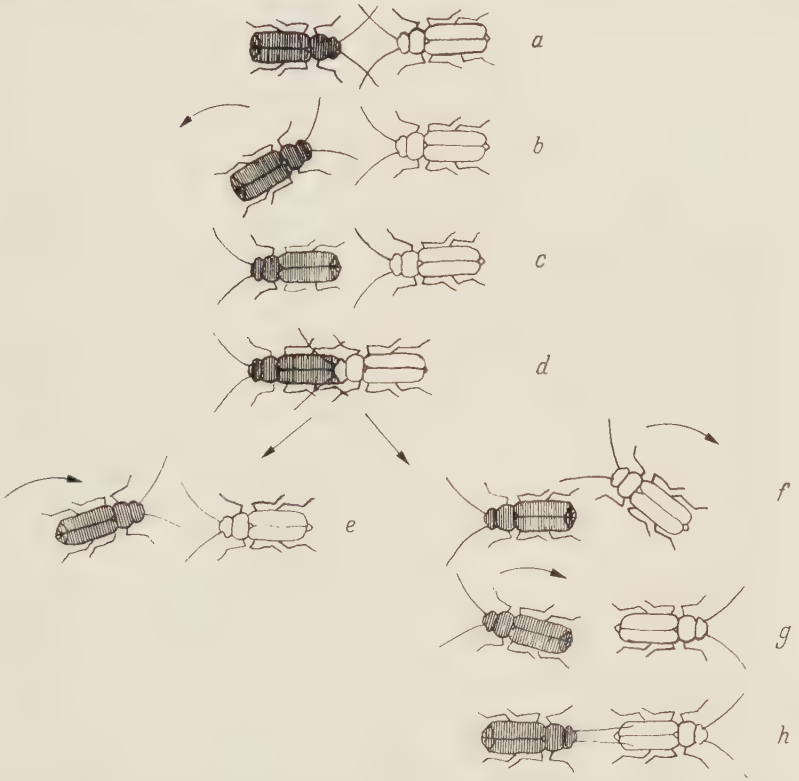


Abb. 108a—h. *Axinotarsus pulicarius*. Schema des Balzablaufes (♂ dunkel, ♀ hell). a Frontalkontakt (FS, fs). b, c Drehung des ♂ um 180° (OZ). d Organbiß (ob). e Rückdrehung des ♂. f 180°-Drehung des ♀. g Rückdrehung des ♂. h Prüfende Berührung (P)

des ♀, um dessen Paarungsbereitschaft zu prüfen (P) (Abb. 108h). Das kopulationswillige ♀ bleibt in der eingenommenen Position und das ♂ schreitet zur Begattung (Kopula = K). So vollzöge sich der Handlungsablauf — in Symbolen geschrieben:

FS, fs — OZ — ob — ♀ 180 — ♂ 180 — P — K

wenn eine einmalige Beschäftigung des ♀ mit den männlichen Excitatoren zu dessen Paarungsbereitschaft führte. Dieser „Idealfall" tritt jedoch nie ein, sondern erst nach vielen Beißakten des ♀ besteht überhaupt eine Chance, für das ♂ „zum Zuge" zu kommen, und es sei vor-

ausgeschickt, daß nur wenige Abläufe zur Endhandlung führen, und selbst ein fast einstündiges „Spiel" kann mit dem Abflug des ♀ enden.

Unter Einbeziehung der Eversschen Ergebnisse sollen nunmehr die einzelnen Handlungen eine ausführliche Darstellung erfahren.

Frontalspiel. Nach dem ersten Beißakt des ♀ vollzieht das ♂ eine Rückdrehung um 180°, wodurch die Frontalstellung wieder erreicht wird. In dieser Position kommt es zum stimulierenden Frontalspiel, das immer wieder zwischen die Beißakte eingeschaltet und im Verlauf der Balz immer heftiger wird (Abb. 109). Die Tiere nehmen dabei in der Regel eine schräg aufgerichtete Haltung ein und stehen im fortgeschrittenen Verlauf ihrer Stimulationshandlung, bei der auch die Vorderbeine in Aktion treten, nur mit Mittel- und Hinterbeinen auf dem Halm. Zunächst betrillern sie sich mit den schräg nach vorn gehaltenen Antennen. Erst wenn die Erregung der Geschlechtspartner eine gewisse Steigerung — angezeigt durch schnellere Vibration der trillernden Fühler — erfahren hat, treten die Vorderbeine als zusätzliche taktile Stimulatoren in Tätigkeit. Meist beginnt das ♂ mit dem Beinschlagen, und man kann mitunter beobachten, daß das ♀ auf die Vorderbeinaktivität seines Partners nur mit Abwehrbewegungen eines seiner Vorderbeine reagiert. Jedoch im Verlauf des überwiegenden Teils der registrierten Frontalspiele schlägt auch das ♀ mit beiden Vorderextremitäten auf seinen Gegenüber ein. Die Vorderbeinbewegungen, die entweder gleichzeitig von beiden Extremitäten oder nicht selten auch nur von einer ausgeführt werden, treffen die Vorderbeine, Kopf oder Antennen des Partners, bleiben jedoch auch häufig ohne Berührungserfolg. Bei einem sich im Glas abspielenden und unter dem Stereomikroskop beobachteten Frontalkontakt war erkennbar, daß die Vorderbeinkrallen des schlagenden ♂ die Vorderbeine des ♀ kurz umfaßten. Eine allgemeingültige Bedeutung scheint mir dieser Beobachtung jedoch nicht zuzukommen. Ebenfalls unter Laborbedingungen sah ich ein ♂, das im Zuge seiner Vorderbeinaktivität seine Partnerin mit beiden Extremitäten kurz am Kopf faßte. Besonderes Augenmerk schenkte ich in dieser Phase der Balz dem männlichen Tarsalkamm (s. S. 478). Mit längerer Dauer des „Paarungsspieles" werden sowohl die Trillerbewegungen der Antennen, als auch die Schlagbewegungen der Vorderbeine immer heftiger, und auch bei EVERS heißt es:

„Das Spiel mit den Fühlern und den Vorderfüßen wird stets energischer. Die Tiere geraten stets mehr in einen erregten Zustand."

EVERS, der die Balz unserer Art nur in der Petri chale beobachtete, weiß von einer weiteren Komponente des Frontalspieles zu berichten:

„Während des Spielens mit den Fühlern und Vorderfüßen kann man stets wieder feststellen, wie die Tiere einander regelmäßig mit den Mundteilen berühren. Hierbei greift das ♀ mit seinen Mandibeln um die Mundteile des ♂."

Tatsächlich spielte bei der Frontalbegegnung auch meiner in Gefangenschaft beobachteten Pärchen der Gebrauch der Mandibeln eine nicht zu übersehende Rolle. Eines der Tiere oder auch beide Partner halten während der frontalen Stimulation die Mandibeln feindselig geöffnet, und hin und wieder fahren sie aufeinander zu, um einen oder beide Oberkiefer des Gegenübers mit den eigenen Mandibeln zu fassen. Nach einem solchen Angriff wird der Frontalkontakt fortgesetzt, oder aber man verbeißt sich derart, daß es zu einer kämpferischen Auseinandersetzung kommt, die zur Trennung des Pärchens und damit zum Abbruch der Begegnung führt. Auch Bisse in eine der Antennen des Gegenübers kommen vor, die, wenn sie heftig geführt werden (Verlust des Fühlers!), den „Abbruch der Beziehungen" zur Folge haben. Allerdings wurden in Gefangenschaft auch mildere Formen des Mundwerkzeuggebrauches konstatiert. So ein harmloses Knabbern auf der Kopfkapsel (auch Halsschild) des anderen Tieres oder leichte gegenseitige Berührung der Mundteile während des Frontalspieles. Die vielen von mir im Freien beobachteten, fotografierten und gefilmten Handlungsabläufe zeigten jedoch, daß der heftige Mandibelgebrauch nur unter künstlichen Bedingungen auftritt. Bei diesem anormalen Verhalten wird offenbar die auch bei der Malachiiden-Balz mit dem sexuellen Anteil verflochtene feindliche Komponente evident. Da im engräumigen Glas eine Flucht vor dem Geschlechtspartner ausgeschlossen ist, führt der Dreieckskonflikt zwischen sexueller Aktivität, Angriff und Flucht bei Konfrontierung zur Auslösung von Angriffshandlungen. Unter natürlichen Verhältnissen verläuft das Frontalspiel durchaus friedlich. Lediglich gegenseitige Berührungen der Mundwerkzeuge sind feststellbar, und einmal hatte ich beinahe den Eindruck, als koste das ♂ bei dieser Gelegenheit das eigene Excitatorensekret, mit dem mir die Mundteile des ♀ benetzt schienen. Auch im Film wurde eine gegenseitige Berührung der Mundwerkzeuge festgehalten.

Organzuwendung. Wie schon erwähnt, verstehen wir unter der Organzuwendung jene Drehung des ♂ um 180°, die auf das Frontalspiel (bei Primärkontakt der Partner bereits auf kurze Fühlerberührung) folgt und die an den Elytrenspitzen befindlichen Excitatoren dem ♀ gegenüberstellt. Diese Drehung geschieht sehr schnell und das ♀ steht plötzlich hinter seinem Partner. In Abb. 110 hat das ♂ seine Wendung gerade beendet und wartet auf den Organbiß des ♀. Evers schreibt dazu:

„Plötzlich dreht sich nun das ♂ mit einem Ruck um 180°, so daß es mit seinem Hinterleib zum ♀ gekehrt steht. Das ♀ reagiert hierauf unverzüglich indem es mit seinen Mandibeln lebhaft in die Anhängsel der Deckflügel des ♂ beißt."

Das ♂ dreht sich entweder nach links oder nach rechts. Seine Rückdrehung, durch die erneute, frontale Stimulation auslösende Konfrontierung herbeigeführt wird (Abb. 108c), folgt dem Organbiß

Abb. 109. *Axinotarsus pulicarius.* (In Abbildung 109—115 ♀ stets rechts!) Frontaler Kontakt. 8:1

Abb. 110. *Axinotarsus pulicarius.* Das ♂ hat seine 180°-Drehung gerade beendet und erwartet den Organbiß seiner Partnerin. (An der Elytrenspitze des ♂ ist der linke Distalappendix als dunkler Anhang deutlich erkennbar!) 8:1

Abb. 111. *Axinotarsus pulicarius.* Das ♀ setzt zum Organbiß an. Linkes Hinterbein des ♂ bereits leicht angehoben. 8:1

Abb. 112. *Axinotarsus pulicarius.* Organbiß. Beide Hinterbeine des ♂ (vor allem das rechte) werden emporgeworfen. 8:1

oder mehreren aufeinanderfolgenden Beißakten des ♀. Eine Registrierung der Drehrichtung des ♂ in 28 Fällen (verschiedene Individuen!) ergab folgende Verteilung:

OZ rechts	— Rückdrehung links:	17
OZ links	— Rückdrehung rechts:	0
OZ rechts	— Rückdrehung rechts:	9
OZ links	— Rückdrehung links:	2

Wenn auch die für eine statistische Auswertung zweifellos ungenügende Zahl der Notierungen keine weitgehenden Schlüsse erlaubt,

so zeichnet sich doch eine klare Bevorzugung der Rechtsdrehung bei der Organzuwendung ab. Das völlige Fehlen einer Links-Rechts-Folge kann zufallsbedingt sein. Es kommt auch vor, daß das ♂ den Biß des ♀ nicht abwartet und an seine OZ sofort die Rückdrehung anschließt, um im Frontalspiel fortzufahren. Zum Beispiel:

r—ob—r/r—ob—r/*l*—*l*/r—ob—r/r—ob—l/*r*—*l*/r—ob—l/*r*—*r*[1]

Bei den Folgen l—l und r—r vollzieht das ♂ somit eine Drehung um 360°.

Beantwortet das ♀ die OZ seines Partners nicht sofort, dann schiebt sich das ♂ — mitunter in Erwartung des weiblichen Bisses erregt zitternd — langsam nach hinten, um sein Organ in die Nähe der weiblichen Mundwerkzeuge zu bringen. Der erwünschte Organbiß kann ausbleiben, ja muß es, wenn sich das ♀ unterdessen entfernte. Der Rückdrehung, die oft geraume Zeit auf sich warten läßt — in freier Natur jedoch nicht so lange wie in Gefangenschaft (Evers: $^1/_2$—1 min) — folgt dann eine erregte Suche des „enttäuschten" ♂ nach seiner Partnerin. Evers schildert diese Situation in sehr farbiger Weise:

„Es ist beinahe humoristisch zu sehen, wie das ♂, falls das ♀ nicht direkt zubeißt, sich mit allen Füßen krampfhaft nach hinten drückt, damit die Anhängsel seiner Deckflügel in die unmittelbare Nähe der Mandibeln des ♀ geraten... Doch je länger das Liebesspiel dauert, um so deutlicher kann man wahrnehmen, wie sehr sich das ♂ nach der ‚Umarmung' des ♀ sehnt. Ja selbst wenn das ♀ keine Lust mehr hat und sich zurückzieht, kann man stets wieder aufs Neue wahrnehmen, wie das ♂ noch Sekunden lang, zuweilen selbst $^1/_2$—1 Minute beinahe aufgelöst sitzen bleibt; derweil drückt es stets, zitternd und bebend vor Aufregung, sein Abdomen nach hinten, um das ♀, das es noch hinter sich vermutet, zu bewegen, wieder in die Anhängsel seiner Deckflügel zu beißen. Wenn das ♂ dann endlich gemerkt hat, daß das ♀ längst weggelaufen ist, beginnt es schnell und wild umherzulaufen..."

Hin und wieder konnte ich bei der zuwendenden Drehung des ♂ nicht unbeträchtliche Abweichungen von den erforderlichen 180° feststellen. Es handelt sich um Wendungen von mehr als 180 oder nur um 90°. In solchen Fällen wartete das ♂ vergeblich auf den Organbiß und schritt nach gewisser Wartezeit und Rückwärtsschieben des Körpers zur Rückdrehung. Zwei diesbezüglich interessante Szenen wurden im Film festgehalten. Das ♂ drehte sich einmal nur um 90°, das andere Mal um etwa 100°. In beiden Fällen schob es sich nach anfänglich ergebnisloser Bißerwartung schräg in Richtung auf den Kopf des ♀ zu nach hinten, so daß man den Eindruck gewann, das ♂, das in dieser Position seine Partnerin ja kaum optisch wahrnehmen kann, besitze eine Vorstellung vom Standort des ♀. Als eine korrigierende Ergänzung zur 180°-Drehung kann diese schräge Rückwärtsbewegung aber kaum aufgefaßt werden. Beide Male wurde schließlich der erstrebte Organbiß des ♀ erreicht.

[1] Registrierung aufeinanderfolgender Drehrichtungen. r—ob—r = Organzuwendung rechts — Organbiß des ♀ — Rückdrehung des ♂ nach rechts.

Organbiß. Das ♂ erwartet den Beißakt seiner Partnerin in leicht an das Substrat gepreßter Haltung (Abb. 110). Der Biß des ♀ erfolgt schnell und ruckartig. Ich stoppte für diesen kurzen Vorgang 0,2 bis 0,3 sec. Die erst schräg nach vorn gerichteten Fühler des ♀ werden dabei ein wenig aufwärts gestellt, sie nehmen jedoch keine Parallellage ein. Das ♀ erfaßt die Anhänge seines Partners meist so heftig und ruckartig, daß dieser empor und nach hinten gezogen wird (Abb. 113 und 114). Beim Loslassen des ♀ federt der Körper des ♂, dessen Beine während dieser geradezu gewaltsamen Prozedur in ihrer Position verblieben, wieder nach vorn (Abb. 115). Oft sieht man, daß das ♀ während des Beißaktes seine Vorderbeine in schneller Folge hochwirft oder mit ihnen nach dem Hinterende des ♂ faßt (Abb. 113 und 114), ja mitunter führt es geradezu den Partner wegstemmende Bewegungen aus. Das ♂ seinerseits bekundet seine Erregung während des Bisses durch heftige „Abwehrbewegungen" der Hinterextremitäten, die den Vorderbeinbewegungen der Kopfgruben-♂♂ entsprechen. Dabei werden die Hinterbeine schnell und heftig nach hinten (Abb. 114) oder bis zu senkrechter Stellung nach oben (Abb. 113 und 115) geworfen. Wie die Fotografien der Abb. 113 und 115 zeigen, bleibt dabei eine der Hinterextremitäten auf der Unterlage stehen, und nur selten werden beide Beine gleichzeitig bewegt (Abb. 112 und 114). Die Schnelligkeit dieses Vorganges beweisen eindrucksvoll die selbst bei einer Belichtungszeit von $^1/_{1300}$ sec noch aufgetretenen Bewegungsunschärfen (Abb. 113—115). Die Filmauswertung ergab, daß ausnahmsweise auch eines der Mittelbeine emporgeworfen werden kann. Das ♀ läßt es durchaus nicht immer bei einem Biß bewenden, sondern ergreift oft mehrere Male hintereinander die männlichen Appendices mit seinen Mundwerkzeugen. Mitunter geschieht es, daß der Biß des ♀ die „normale" Elytrenpartie oberhalb des Organs trifft. Die Mundteile gleiten dann von der Stelle ihres Auftreffens in den Excitator hinein. Ein offenbar nicht in Stimmung befindliches ♀, das immer wieder aus dem Handlungsgeschehen auszubrechen versuchte, reagierte auf die Organzuwendung seines Partners nur mit Bißintentionen.

Drehung des ♀ um 180° und prüfende Berührung durch das ♂. Wenn sich die Balz im fortgeschritteneren Stadium befindet, läßt das ♀ auf den Organbiß eine Drehung um 180° folgen (Abb. 108f). Nicht selten kann man beobachten, daß das ♂ noch in Bißerwartung verharrt, ja dem ♀ sein Hinterende zuschiebt, während seine Partnerin längst jene Position eingenommen hat, die für die „anfragende" Berührung seitens des ♂ und die eventuell folgende Kopula im Normalfalle Voraussetzung ist. Nach seiner Rückdrehung berührt das ♂ die rückwärtigen Partien (Elytrenspitzen, Abdomenende) des ♀ mit Mundteilen oder Antennen (Abb. 108g, h). Diese Prüfung der Kopulationsbereitschaft

verläuft in den meisten Fällen „negativ" und führt zu sofortiger, die Wiederaufnahme des Frontalspieles bewirkender Rückdrehung des ♀. Auch das fliehende ♀ wird auf diese Weise von seinem nacheilenden Partner zu erneuter Konfrontierung „gezwungen".

Abb. 113. *Axinotarsus pulicarius.* Organbiß. Das ♀ wird vom beißenden ♀ hochgerissen. Letzteres „faßt" mit den Vorderbeinen an das Hinterende des ♂. 8 : 1

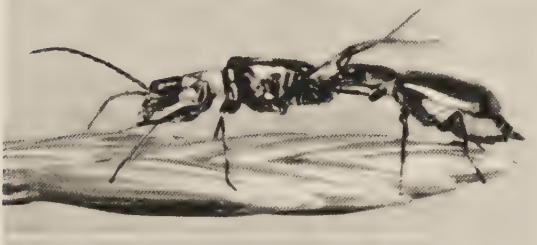


Abb. 114. *Axinotarsus pulicarius.* Organbiß. Ein sehr heftiger Beißakt, durch den das ♂ nicht nur hoch- und zurückgerissen wird, sondern auch noch eine Verdrehung in seiner Längsachse erfährt. Die männlichen Hinterbeine sind beide nach hinten gestreckt. 8 : 1

Abb. 115. *Axinotarsus pulicarius.* Das ♀ unterbricht bzw. beendet den Beißakt; das ♂ federt nach vorn. 8 : 1

Jedoch nicht nur der Organbiß, sondern auch frontaler Kontakt können eine 180°-Wendung des ♀ auslösen. Hier bleibt es entweder bei einer nur wenige Grade erreichenden Intentionsbewegung des ♀, der sofortige Rückdrehung folgt, oder einer vollständigen, 180° erreichenden Wendung schließt sich die Rückdrehung in entgegengesetzter oder gleichsinniger Richtung an. Im letzteren Falle wird somit in einem Zug eine Drehung um 360° ausgeführt. Die Rückdrehung nach einer solchen, dem Frontalspiel folgenden 180°-Bewegung kann jedoch auch erst durch die prüfende Berührung des ♂ ausgelöst werden.

Kopulationsversuche und Kopula. „Obwohl ich das Liebesspiel" — berichtet Evers (1948a) — „Jahr um Jahr, bei fast Hunderten von Tieren wahrgenommen

habe, ist mir nicht einmal das große Glück zuteil geworden, die Kopula zu beobachten. Es scheint, daß *A. p.* in Gefangenschaft nicht zu einer Kopula zu bewegen ist, obschon ich keine Mühe scheute, durch ständige Veränderung der Umgebung die natürlichen Verhältnisse so gut wie möglich zu imitieren. (Wahrscheinlich kopuliert *A. p.* nur einmal in seinem Leben, womöglich direkt nach dem Schlüpfen.) Nur dreimal habe ich gesehen, daß ein ♂ ein ♀ besprungen hat, worauf das ♀ stets durch Ausstülpen der abdominalen und thorakalen Hautblasen reagierte[1].) Der Erfolg davon war stets, daß das ♂ das ♀ sofort wieder verliert, ohne zu einer Kopula gekommen zu sein. Einmal nahm ich selbst wahr, daß das ♂ bereits mit ausgestrecktem Penis das ♀ verliert. Diese Versuche der ♂♂ bis zu einer Kopula zu kommen, fanden stets statt, nachdem die Tiere durch ihr Liebesspiel in die größte geschlechtliche Erregung gekommen waren."

Auch meine Untersuchungen an in Gefangenschaft gehaltenen Pärchen erbrachten nur mißglückte Ansätze zur Kopula. Die ♂♂ zeigten hier ein ausgesprochenes Vergewaltiger-Verhalten, indem sie mitten aus dem Frontalspiel heraus in schneller Bewegung hinter ihre Partnerin zu kommen und diese zu „bespringen" versuchten. Eines der ♂♂ unternahm sogar einen Vergewaltigungsversuch ohne jegliche Präliminarien. Die ♀♀ erwiesen sich unter den unnatürlichen Bedingungen im Glas nie kopulationsbereit und reagierten auf die Umgehungsversuche ihrer Partner durch schnelles Frontnehmen. Kopulationsversuche wurden (vor allem mit den Hinterbeinen) erfolgreich abgewehrt und die lästigen Reiter, denen der Aufstieg schon geglückt schien, wieder abgeworfen.

Auch in „freier Wildbahn" gelang es mir nicht, eine Kopula in allen Details und vielleicht auch nicht in ihrem ganzen Verlauf zu verfolgen. Trotz der außerordentlich großen Zahl beobachteter und gestifteter „Liebesspiele", konnte ich nur neun Kopulationsversuche und drei Kopulae, bei denen geschlechtliche Vereinigung erzielt wurde, registrieren. Hinzu kommt ein Pärchen, das ich am 10. 7. 58 (14 Uhr) auf einem Grashalm still sitzend in Kopula antraf. Beim Versuch genauer Lupenbetrachtung berührte ich leider den Halm und die beiden vereinigten Tiere stürzten ab. Ähnliches Pech widerfuhr mir mit den „Stars" meines ersten *A. pulicarius*-Films. Die Tiere waren auf einem Halm von meiner Frau zusammengebracht worden und begannen auch sofort vor der Filmkamera mit der Balz. Als der Film abgedreht war, kam es 22 min nach Balz-Beginn zur Kopula, die bald ihr jähes Ende dadurch fand, daß das ♀ mit seinem aufsitzenden Partner einige Schritte lief und vom Halm abstürzte. Genauer konnte ich die Vereinigung eines Pärchens am 9. 7. 58 verfolgen, die allerdings auch schon nach 30 sec ihr Ende fand, da sich das ♀ durch heftige Abwehr seines Partners wieder entledigte. Das ♂ sitzt bei der Kopula eng angedrückt auf seiner Partnerin, sein Körper bildet einen spitzen Winkel zur Längsachse des ♀, und sein Kopf liegt über dem letzten Drittel der weiblichen Elytren. Mit dem Substrat

[1] Eine Kopulationsabwehr durch Ausstülpen der Hautblasen konnte ich bei keinem Malachiiden beobachten!

bleibt es nur durch die Hinterbeine in Kontakt, während Vorder- und Mittelbeine das ♀ fest umklammern. Das Abdomen des ♀ wird während der Kopula deutlich verlängert, die Abdomenspitze des ♂ zur Geschlechtsöffnung des ♀ herumgebogen. Bedauerlicherweise glückte es nie, die Haltung der Vorderbeintarsen des ♂ zu kontrollieren (S. 480!). Im Verlauf einer am 5. 7. 59 beobachteten und zum Teil auch gefilmten Balz unternahm das ♂ vier scheiternde Kopulationsversuche. Beim fünften Versuch konnte eine vorausgehende Drehung des ♀ um 180° erkannt werden, und der Film zeigt deutlich, daß das ♀ still sitzen bleibend die Kopula für kurze Zeit duldet. Dann folgen jedoch Abwehrbewegungen, und das ♂ rutscht von seiner Partnerin, die bald darauf davonfliegt. Schließlich verdient noch eine 30minütige Balz der Erwähnung, in deren Verlauf das ♀ davonlief und vom ♂ verfolgt wurde. Zweimal erreichte dieses seine Partnerin, berührte ihr Hinterende mit den Antennen und versuchte aufzusteigen, was ihm jedoch nicht gelang.

Handlungsablauf. Es wurde schon erwähnt, daß bei einer Erstbegegnung (Primärkontakt) bereits eine kurze Fühlerberührung die Organzuwendung des ♂ auslösen kann. Bei den folgenden Konfrontierungen steigern sich Intensität und Dauer des im weiteren Verlauf von Vorderbeinbewegungen begleiteten Fühlerspiels. So schaukelt sich durch die während des Frontalkontaktes und des Organbisses beiden Partnern vermittelten Reize deren sexuelle Erregung immer mehr auf. Vor allem das ♂ zeigt steigende geschlechtliche Aktivität und seine Bemühungen, die Partnerin zu erregen und durch Vermittlung des Geschmackssekretes in paarungsbereite Stimmung zu versetzen, werden immer energischer. So erleben wir einen ständigen Wechsel der Handlungen

FS, fs — OZ — ob — ♂ 180 — FS, fs (Abb. 108a—e).

Allerdings führen nur die wenigsten Balzhandlungen zur Kopula. Meist wird das Stimulationsgeschehen vom ♀ – das davonfliegt oder wegläuft — und nur in seltenen Fällen vom ♂ abgebrochen. Zum Beispiel:

FS, fs — OZ — ob — ♀ fliegt weg,

FS, fs — OZ — ob, ob — ♀ läuft weg,

FS, fs — OZ — ♀ beißt nicht — ♂ 180 — FS, fs — OZ — ob, ob, ob — ♀ fliegt weg,

FS, fs — ♀ flieht.

Selbst zwei Handlungsabläufe, die über 50 min andauerten, endeten mit dem Abflug der Partnerin. Das weglaufende ♀ wird vom ♂ es sei denn, dieses verlor seine Partnerin aus dem Auge — verfolgt und durch rückwärtige Berührung zur 180°-Drehung und erneutem Frontalspiel veranlaßt. Sehr oft verlaufen solche Verfolgungen halmabwärts und dann wieder am Halm empor. An der Spitze des Grases angelangt, muß sich dann das ♀, wenn es nicht vorzieht durch Wegflug die Begegnung zu

beenden, dem ♂ stellen, und erneutes Frontalspiel führt dann zunächst zum Fortgang der Balz. Der zügige Handlungsablauf wird nicht selten durch Sichputzen der Tiere, besonders des ♀, verzögert.

„Einige Male habe ich jedoch wahrgenommen" — heißt es bei EVERS —, „daß das ♀ nicht zubeißt, weil es, weiblich kokett, das Liebesspiel leid war, um sich nach allen Regeln der Kunst zu putzen zu beginnen. Alle mir bekannten Malachiiden tun beinahe den ganzen Tag nichts anderes, als sich regelmäßig zu putzen, sie sind in dieser Hinsicht unermüdlich."

Auch einer meiner Filme zeigt eine Szene, in der sich das ♀ zwischen den Beißakten immer wieder gemächlich putzt, während das ♂ die ganze Zeit in geduldiger Bißerwartung verharrt. Auch während des erregten Frontalspieles, dies konnte ich im Glas und auch im Freien beobachten, ziehen sowohl ♀♀ als auch ♂♂ schnell einmal eines der Vorderbeine durch die Mundwerkzeuge. Allein diese im Verlauf eines Stimulationsaktes ausgeführten Putzbewegungen erwecken den Eindruck von Übersprunghandlungen.

Im Jahre 1959 kamen die ersten Balzhandlungen unmittelbar nach Beginn des *A. pulicarius*-Auftretens, nämlich am 24. 6., zur Beobachtung. Es war interessant festzustellen, daß sowohl an diesem Tage als auch an den beiden folgenden (25. und 26. 6.) die ♀♀ noch keine 180°-Drehungen und generell wenig Ausdauer zeigten. Die Abläufe waren kurz und kamen über die ob-Handlung nicht hinaus. Die ♀♀ — da 11 Balzhandlungen registriert wurden, dürfte es sich nicht bei allen um erfahrungslose gehandelt haben — waren nicht in Stimmung, d. h. die offenbar durch endogene Faktoren bedingte Primärbereitschaft noch unzureichend.

Anthocomus fasciatus. Dieser Malachiide hatte am Bräuningshofer Fundplatz während dreier Beobachtungsjahre eine Auftretenszeit von 4—6 Wochen. Auf die 6wöchige Saison des Jahres 1957, in der ich vorwiegend das Paarungsverhalten dieser Art studierte, entfiel eine nur etwa 8 Tage anhaltende Phase sexueller Aktivität, die erst nach einem ungefähr 14tägigem Reifefraß einsetzte. Balz und Kopula (die sich an gefangengehaltenen Pärchen niemals beobachten lassen) fanden nicht an den Fraßpflanzen (Umbelliferen) sondern auf den Blättern der Obstbäume und gelegentlich an der Scheunenwand statt[1]. Die ♀♀ sitzen in der Regel ruhig auf den Blättern, deren Unterseite sie zu bevorzugen scheinen. Die sexuell appetenten ♂♂ dagegen laufen suchend auf den Bäumen umher. Beide Geschlechter, vor allem jedoch die ♂♂, wechseln durch kurze Flüge ihre Aufenthaltsorte.

Die Begegnung der Partner erfolgt rein zufällig. Der Artgenosse wird visuell erkannt (s. aber S. 482!). Für die Geschlechtserkennung

[1] Einen ähnlichen Ortswechsel nimmt der an Wicken gebundene Rüsselkäfer *Apion pomonae* FABR. vor, der zur Paarungszeit ebenfalls auf benachbarte Obstbäume übergeht (HORION 1949).

scheint ein kurzer antennaler Kontakt zu genügen. So konnte ich ein *Anth. fasciatus*-Pärchen beobachten, das getrennt eine Scheunenwand angeflogen hatte und nebeneinander auf diesem sonnenbeschienenen Substrat zu sitzen kam. Das ♂ hatte wohl optisch von der Existenz der Artgenossin Kenntnis genommen und berührte mit einem seiner Fühler das ♀ leicht an der Seite. Dieses ergriff die Flucht und das ♂ begann fieberhaft nach der entflohenen Partnerin zu suchen, die es nach diesem kurzen Kontakt (Fühler→Körper des ♀) als ♀ erkannt hatte. Schließlich fand das ♂ die Entflohene, und es kam sofort zum ersten Fühlerbetrillern.

Die Balz wird durch frontale Gegenüberstellung der Partner eingeleitet. Oft stehen sich die Tiere geraume Zeit, nur leichtes Vibrieren der Fühler zeigend, fast regungslos gegenüber. Das ♂ schreitet dann auf das ♀ zu, und die Partner beginnen sich gegenseitig mit ihren Fühlern zu bearbeiten. In diese Balzhandlung werden im Gegensatz zu *Axinotarsus pulicarius* keine Vorderbeinbewegungen mit einbezogen, sondern es bleibt bei einem reinen Fühlerspiel (FS, fs), das bei steigender Erregung immer heftiger wird. Besondere Strukturen der männlichen Antennen, die schon im „Morphologischen Teil" (S. 478) beschriebenen Sägemembranen, verstärken die dem ♀ während des Fühlerbetrillerns vermittelten mechanischen Reize. Dieser frontale Stimulationsvorgang, während dessen es vorkam, daß eines der Tiere (offenbar im Übersprung) schnell ein Vorderbein durch die Mundwerkzeuge zog, ist nur von kurzer Dauer und wird durch die plötzliche und ruckartig vollzogene 180°-Drehung des ♂ (OZ) abgelöst. Vor oder während dieser Kehrtwendung kann man mitunter eine Verlängerung des männlichen Abdomens beobachten. Das ♀ antwortet durch ein- oder mehrmaliges kurzes, oft rupfendes Beißen in den Excitator. Auch das *Anth. fasciatus*-♂, dessen Bißerwartung nicht sofort erfüllt wird, schiebt seine Elytrenspitzen langsam in den Bereich der weiblichen Mundwerkzeuge. Es kommt auch hier vor, daß der weibliche Biß auf die mittlere Region der Elytren trifft und die Mundteile des ♀ erst nachträglich in das Elytralorgan zurückgleiten. Vom ♂ während des Beißaktes ausgeführte Hinterbeinbewegungen konnten bei dieser Art nicht festgestellt werden. Nach dem Organbiß dreht sich das ♂ erneut um 180° und erreicht damit die für die Wiederaufnahme des Fühlerspiels erforderliche Stellung der Konfrontierung. Die Handlungsfolge

FS, fs — OZ — ob — ♂ 180 — FS, fs ...

kann wiederholt werden, bis das ♀ im Anschluß an einen Beißakt — meist noch vor der Rückdrehung des ♂ — oder einem Fühlerspiel folgend selbst eine 180°-Wendung ausführt und sich das rückgedrehte ♂ dem Hinterende seiner Partnerin gegenübersieht:

... ob — ♀ 180 — ♂ 180 oder
... ob — ♂ 180 — FS, fs — ♀ 180.

Das ♂ prüft daraufhin durch Berührung oder Biß am Hinterende seiner Partnerin deren Kopulationsbereitschaft (P). Das zur Begattung bereite ♀ bleibt in Erwartung des männlichen Aufstiegs still sitzen oder schiebt sich gar ein wenig nach rückwärts dem ♂ entgegen. Noch nicht zur Vereinigung bereite ♀♀ beantworten die prüfende Berührung des ♂, indem sie ein Stück vorlaufen (vl) oder überhaupt die Flucht ergreifen. Eine die erneute Konfrontierung erreichende Rückdrehung des ♂ findet nicht statt. Das abgewiesene ♂ muß somit erneut frontale Begegnung suchen. Im Gegensatz zu allen anderen beobachteten Malachiiden läuft bei *Anth. fasciatus* die Balz sehr häufig ohne Wiederholung in Form einer echten Reaktionskette ab:

FS, fs — OZ — ob — ♀ 180 — ♂ 180 P K.

Hat schließlich das ♀ durch Sitzenbleiben seine Kopulationsbereitschaft gezeigt, besteigt das ♂ seinen Rücken. Dort hält es sich mittels seiner Vorder- und Mittelbeine am Abdomen des ♂ fest, während es mit den Hinterbeinen auf der Unterlage steht. Sein Kopf liegt auf den weiblichen Elytren. Gleich nachdem das ♂ seinen Platz eingenommen hat, biegen sich die Abdomina beider Tiere einander zu, wobei der männliche Hinterleib nach vorn gebogen wird. In diesem Stadium der Kopula — es gelang nicht festzustellen, ob vor oder nach Einführung des Penis — kommt es zuweilen doch wieder zur Trennung der Partner (Kopulationsversuch). Bereits kurze Zeit nach der Einführung des Penis verfällt das ♂ in den bereits erwähnten Zustand orgastischer Starre. Vorder- und Mittelbeine lösen die Umklammerung des weiblichen Abdomens, und das ♂ kippt nach hinten, nimmt zunächst noch auf die Hinterbeine gestützt eine zur Längsachse des ♀ senkrechte Haltung ein, um jedoch dann nahezu oder völlig in die „Maikäferstellung" zurückzufallen. Während einer der von mir beobachteten Kopulationen „erwachte" das ♂ nach 4 min (von Beginn der Kopula an gerechnet) allmählich aus seiner Starre und nahm wieder Normalstellung ein. Manche ♀♀ laufen mit dem anhängenden, bewegungslosen ♂ umher, und es kommt vor, daß sich das ♂ nach Lösung der Erstarrung mit Hilfe seiner Extremitäten bei eingeführt bleibendem Penis um 180° in der Längsachse dreht. Ein Kopula-Pärchen traf ich an, dessen ♀ sich so an einem Blattrand verankert hatte, daß das in Maikäferstellung an ihm hängende ♂ kopfunter frei in den Raum hing. Bei einer der *Anth. fasciatus*-Begattungen konnte die Zeit gestoppt werden. Von der 6. min an führten beide Tiere mit den Hinterbeinen Stemmbewegungen gegen die Abdomenspitze des Partners aus. Das ♀ kontrahierte einige Male sein Abdomen und nach 7 min Kopulationsdauer lösten sich die Geschlechtspartner voneinander.

Anthocomus coccineus. Das Paarungsverhalten dieses an *Phragmites communis* Trin. gebundenen Herbst-Malachiiden konnte im Glas studiert und gefilmt werden. Am Hesselberger Fundplatz gelangen leider nur fragmentarische Beobachtungen. Sie wurden unter anderem erschwert durch die überaus starke Berührungsempfindlichkeit der Tiere, die zwar von den zügigen, durch den Wind verursachten Schwankungen ihres Substrats in keiner Weise beeinträchtigt werden, sich aber bei den durch Erfassen des *Phragmites*-Stengels oft verursachten andersartigen Bewegungen sofort fallen lassen[1]. Das weibliche Geschlecht überwog in Hesselberg bei weitem. Die sexuell appetenten ♂♂ und ♀♀ fliegen von Halm zu Halm und laufen suchend auf den Rispen des Schilfs umher, in deren vieldimensionalem Ährengewirr der Zufall die Partner zusammenführen muß.

Echte, im Freien stattfindende Erstbegegnungen kamen nicht zur Beobachtung, weshalb die Frage nach Art- und Geschlechtserkennung offen bleiben muß. Im Glas leitet in der Regel eine kurze gegenseitige Antennenberührung und nachfolgende Organzuwendung des ♂ die Balz ein:

FS, fs — OZ ...

Einige der gefangenen Pärchen fuhren während der frontalen Begegnung in feindseliger Weise mit den Mandibeln aufeinander zu, wodurch der weitere Handlungsfortgang nicht gestört zu werden brauchte, d. h. es konnte sich auch in solchen Fällen feindlich getönter Kontakte die Organzuwendung des ♂ anschließen. Es ist fraglich, ob derart frontale Auseinandersetzungen, die selbst im Glas nicht die Regel waren, unter natürlichen Bedingungen überhaupt auftreten; keineswegs gehören sie wie bei *Malachius marginellus* zum normalen Balz-Repertoir. Der Organzuwendung kann auch sofortige Rückdrehung des ♂ und erneuter frontaler Kontakt folgen:

FS, fs — OZ — ♂ 180 — FS, fs ...

Auch eine längere Konfrontierung während derer sich die Partner mit den Fühlern betrillerten und sogar wie *Axinotarsus pulicarius* mit den Vorderbeinen schlugen, wurde im Labor registriert. In vielen Fällen wird jedoch der Knabberakt unserer Art nicht durch frontale Begegnung, sondern durch rückwärtige Berührung (RB) des ♀ seitens seines Partners eingeleitet. Diesem Betasten des weiblichen Abdomens mittels der Antennen läßt das ♂ sofortige Organzuwendung folgen und auch das „angesprochene" ♀ dreht sich um 180°, um an dem männlichen Organ, dem es sich nunmehr gegenüber sieht, zu knabbern (ok):

[1] Es wäre interessant, auch einmal bei Malachiiden nach Vibrationsrezeptoren (W. Schneider 1950) zu suchen. In den Extremitäten des Canthariden *Rhagonychia fulva* Scop. wies Debaisieux (1938) nicht nur tibiodistale, sondern auch tarsale Scolopidien nach.

... RB — OZ — ♀ 180 — ok ...

Bleibt die Organzuwendung des ♂ aus, dann führt die Drehung des ♀ zunächst zur Konfrontierung:

... RB — ♀ 180 — FS, fs — OZ ...

Während einer der beobachteten Handlungsfolgen unterließ das ♀ die erwartete Unwendung, und das ♂ versuchte es, nach Organzuwendung und Rückdrehung, mit erneuter — diesmal erfolgreicher — Abdomenberührung:

... RB — OZ — ♂ 180 — RB — ♀ 180 — FS, fs — OZ ...

Rückwärtige Berührung mit Antennen oder Mundwerkzeugen kann selbstverständlich auch der Kopula im Sinne der „prüfenden Berührung" vorausgehen. Obwohl im Glas unmittelbare Kopulationsversuche überwogen, scheint auch bei *Anth. coccineus* eine derartige „Anfrage" obligat zu sein. Schließlich kann die Berührung des weiblichen Abdomens in einen regelrechten *männlichen* Knabberakt übergehen (s. später).

Die dem ♀ den Excitator zuwendende 180°-Drehung des ♂ erfolgt verhältnismäßig langsam und nicht so ruckartig wie bei *Axinotarsus pulicarius*. 13 Notierungen der Drehrichtung ließen keine Bevorzugung von Links- oder Rechtswendung erkennen. Auch das in Knabbererwartung befindliche *Anth. coccineus*-♂ schiebt sein Hinterende dem weiblichen Kopf entgegen. Eines der ♂♂ drehte sich nur um 90° und wartete zunächst vergeblich auf den Reiz des Organbisses. Als es jedoch das ♀ seitlich wahrnahm, korrigierte es seine Stellung durch Drehung um weitere 90°.

Die dem männlichen Excitator gewidmete Handlung des ♂ vollzieht sich nicht als kurzer, heftiger Biß in die Elytralanhänge, sondern stellt ein außerordentlich lang andauerndes Knabbern (Organknabbern ok) oder Lecken dar, bei dem Mandibeln und Maxillen bewegt werden. Die gestoppten Zeiten für einen Knabberakt liegen zwischen 23 sec und $2^1/_2$ min. Einzelwerte:

23 sec	62 sec	85 sec
25 sec	62 sec	120 sec
30 sec	65 sec	120 sec
35 sec	65 sec	139 sec
45 sec	70 sec	150 sec
55 sec	75 sec	Durchschnitt: 72 sec

Zuweilen setzt das ♀ bei einer Knabberhandlung kurz ab, um dann erneut die männlichen Appendices zu erfassen. Während des Knabberaktes bestreicht das auf Hinter- und Mittelbeinen stehende ♀ mit seinen Vorderbeinen (manchmal auch nur mit einem) die Abdomenspitze des ♂, das seinerseits Hinterbeinbewegungen ausführt, wie wir sie schon für *Axinotarsus pulicarius* schilderten. Allerdings sind auch diese Bewegungen bei *Anth. coccineus* betont langsam und vollziehen sich in

rudernder Weise im „Zeitlupentempo". Die Schenkel der Hinterbeine stehen dabei zunächst senkrecht nach oben, während Tibien und Tarsen fast eine Waagerechte bildend nach hinten zeigen. In dieser Stellung werden die Beine unter Abspreizung der Schenkel nach vorn geführt. Bei der Rückwärtsbewegung sind Tibien und Tarsen häufig gerade gestreckt und weisen senkrecht oder schräg nach oben. Die in dieser Art „kreisenden" Hinterbeine berühren mitunter den Kopf des knabbernden ♀, während andererseits dessen abdomenstreichenden Vorderbeine nicht selten mit den Hinterextremitäten des Partners in Berührungskontakt geraten. Es kommt vor, daß das ♂ während des Knabberaktes nach vorn zu laufen versucht und vom ♀ an den Anhängen festgehalten wird oder sich tatsächlich losreißt, als ob es die durch die weiblichen Mundwerkzeuge verursachten Reizungen als zu intensiv „nicht mehr aushalte".

Auch beim Knabbern des ♂ am Abdomenende seiner Partnerin, reagiert diese auf die damit verbundene Reizung caudaler Sensillen mit Hinterbeinbewegungen, die denen des ♂ während eines „normalen" Knabberaktes entsprechen. Ein ♀ sah ich, das in Knabbererwartung dem ♂ sein Hinterende entgegenschob, seine Abdomenspitze nach oben krümmte und schon vor der rückwärtigen Berührung durch das ♂ mit Hinterbeinbewegungen begann. Derartige Knabberakte mit „vertauschten Rollen" kamen auch im Freien zur Beobachtung.

Im Glas folgen den Balzhandlungen nicht selten Kopulationsversuche, denen aber nur in wenigen Fällen eine prüfende Berührung vorausging. Auch Vergewaltigungsversuche ohne jegliches Vorspiel kamen vor. Nach vollendetem Aufstieg umklammert das ♂ seine Partnerin mit Vorder- und Mittelbeinen, während die Hinterbeine auf dem Substrat stehen. Schon bei Kopulationsbeginn biegt sich das männliche Abdomenende ventral um. Unter Gefangenschaftsbedingungen ist die weibliche Abwehr durch Vorlaufen oder Abstreifbewegungen der Hinter- und auch Mittelextremitäten sehr stark, und es kommt nie zu kompletten Kopulae. 14 und 25 sec waren die längsten Zeiten, die sich ein ♂ auf seiner Partnerin hielt. Ein ♂ versuchte von vorn auf sein ♀ zu steigen und bog bereits seinen Hinterleib in Richtung der weiblichen Mundöffnung um. Auf derart inverse Kopulationsversuche werden wir bei *Troglops albicans* noch näher eingehen. Im Freien traf ich ein Pärchen in Kopula an (9. 9. 59). Die Tiere befanden sich schon in der Endphase der Vereinigung. Sie hingen in Maikäferstellung aneinander — das ♂ klappte einmal wieder für kurze Zeit nach vorn über — und versuchten sich beide durch metapodiale Stemmbewegungen zu lösen.

Von Evers liegt eine diesen Malachiiden betreffende Freilandbeobachtung vor. In seinem Bericht (1956) heißt es:

„An einem sehr heißen Sommertag beobachtete ich ein Pärchen von *Anthocomus coccineus* SCHALL. (Elytraltypus). Ohne jede Vorbereitung stellte das ♂ dem fliehenden ♀ nach. Das ♂ umklammerte mit seinen Vorderbeinen den Hinterleib des ♀ hinter dessen Hinterbeinen, krümmte sofort seinen Hinterleib nach vorne und versuchte zur Copula zu kommen. Das Ganze spielte sich blitzschnell ab, so daß es nicht möglich war, mit Sicherheit festzustellen, ob das ♂ den Penis richtig in die Vagina des ♀ eingeführt hatte, bzw. ob eine Befruchtung stattgefunden hatte. Merkwürdig war, daß bei dieser Beobachtung die Excitatoren überhaupt keine Rolle spielten. Hierzu ist jedoch zu bemerken, daß die Excitatoren bei *Anthocomus coccineus* klein und primitiv sind. Sie machen den Eindruck, nicht ganz ausgebildet, bzw. verkümmert zu sein."

Es ist anzunehmen, daß dieser zum Kopulationsversuch führenden Verfolgung Balzhandlungen des betreffenden Pärchens vorausgingen. Zu der sich auf den *Anth. coccineus*-Excitator beziehenden Äußerung EVERS' habe ich auf S. 407 schon Stellung genommen.

Malachius marginellus. Erst im Jahre 1959 (Anfang Juni) gelang es am Bräuningshofer Fundplatz das Paarungsverhalten dieser in unserem Gebiet nicht häufigen Species zu beobachten. Das Ergebnis geduldiger Bemühungen war die Registrierung nur weniger Balzabläufe dieses auch hier nur in einer verhältnismäßig individuenarmen Population auftretenden Malachiiden.

Die rein zufällig zustandekommende Erstbegegnung führt eigenartigerweise zu keinerlei antennaler Kontaktaufnahme, sondern die sich frontal gegenüberstehenden Partner fahren heftig und feindselig mit hackenden Bewegungen aufeinander zu. Auch jene in die Balz eingeschalteten Konfrontierungen zeigen das gleiche Bild eines Vorherrschens der feindlichen Komponente. Ein Geschlechtsspezifikum scheint von Drüsenporen der Frontoclypealregion abgegeben zu werden (Nahduft ? Palpenberührung ? s. S. 483). Gleichgeschlechtliche Begegnungen kamen leider nicht zur Beobachtung.

Auf die erste „frontale Auseinandersetzung" (Fa, fa) können Drehung und Rückdrehung des ♀ zu erneuter Konfrontierung führen:

Fa, fa — ♀ 180 — ♀ 180 — FA, fa ....

in der Regel kommt es jedoch zur Organzuwendung des ♂ und dem anschließenden Biß des ♀ in die Excitatoren:

FA, fa — OZ — ob ...

Sowohl die 180°-Drehung des ♂ als auch der Beißakt werden nicht so schnell und plötzlich ausgeführt wie bei *Axinotarsus pulicarius*. Beim Organbiß, der nicht selten ein länger andauerndes Knabbern darstellt, steht das ♀ schräg aufgerichtet auf Hinter- und Mittelbeinen, während das ♂, durch Vorder- und Mittelbeine mit dem Substrat verbunden, das Hinterende etwas emporhebt. Auch das *M. marginellus*-♂ wirft während des Bisses seine Hinterbeine heftig nach oben. Oftmals unterbricht es dadurch die Beschäftigung des ♀ mit seinem Excitator, das dann mehrere

Bisse aufeinanderfolgen läßt. Mitunter waren verspätete, erst nach Beendigung eines Beißaktes einsetzende Hinterbeinbewegungen des ♂ festzustellen. Das in Bißerwartung befindliche ♂ schiebt häufig seine Elytrenspitzen so dicht vor die weiblichen Mundwerkzeuge, daß seine Partnerin mit den Vorderbeinen abwehrt. Nur selten antwortet das ♂ auf den Organbiß des ♀ durch eine 180°-Drehung, die erneute frontale Auseinandersetzung zur Folge hat:

... ob — ♂ 180 — FA, fa ...

Meist ist es das ♀, das an den Beißakt eine Drehung anschließt, während eine solche des ♂ ausbleibt. Dadurch wenden sich die Partner ihre Hinterenden zu, und das ♂ verlängert nun sein Abdomen und ertastet mit dessen Spitze das Hinterleibsende des ♀. Dieses auffordernde „Abdomenkitzeln" (KI) — in „gefahrloser" Position — löst beim ♀ Rückdrehung und erneuten Organbiß aus:

... ob — ♀ 180 — KI — ♀ 180 — ob ...

Stets wird auf diesem Wege bei abgewandter Position des ♀ dessen erneute Rückdrehung zum Organbiß herbeigeführt, denn auch bei erfolgloser prüfender Berührung (P) seitens des ♂ vermeidet das ♀ die zu einer erneuten feindseligen Konfrontierung führende Umwendung, indem es nach einer die Kopula ablehnenden Vorwärtsbewegung (vl) in abgewandter Stellung sitzen bleibt und auf das Abdomenkitzeln des wieder um 180° gedrehten ♂ wartet:

... P — vl — ♂ 180 — KI — ♀ 180 — ob ...

Somit kann das ♀ die Berührung seines Hinterendes durch die männlichen Mundwerkzeuge von einer solchen mittels des männlichen Abdomens durchaus unterscheiden. Auch wenn der positiv verlaufenen Prüfung auf Begattungsbereitschaft ein Kopulationsversuch des ♂ folgte, dreht sich dieses nach dem mißlungenen Aufstieg um 180° und animiert durch Abdomenkitzeln seine Partnerin zur Wendung und (über Nahduft) erneutem Organbiß:

... P — KV — ♂ 180 — KI — ♀ 180 — ob ...

Vollständige Kopulae konnte ich nicht beobachten; es blieb immer bei gescheiterten Versuchen. Die ♂♂ bogen schon während des Aufstiegs ihr Abdomen ventral um und umklammerten dann ihre Partnerin ungefähr in Körpermitte mit ihren Vorderextremitäten. Man hatte den Eindruck, daß sie zufolge der Abwehrbewegungen des ♀ gar nicht erst in die optimale Kopulationsstellung gelangten.

Malachius elegans. Über das Paarungsverhalten dieses Malachiiden, der in Bayern leider nicht vorkommt, findet sich bei Evers (1956) eine kurze Notiz:

„In der Umgebung von Digne (Südfrankreich, Provence) konnte ich noch ein Pärchen von *Malachius elegans* Oliv. (Elytraltypus) beobachten. Dabei konnte ich

feststellen, daß das Verhalten dieser Art beim Liebesspiel *vollkommen mit dem Verhalten von Axinotarsus pulicarius identisch ist.*" (Von mir ausgezeichnet!)

Nach Kenntnis der vom *A. pulicarius*-Verhalten in sehr wesentlichen Punkten abweichenden *M. marginellus*-Balz, erscheint mir eine derart weitgehende Übereinstimmung fraglich.

Axinotarsus marginalis. Diese Art haben wir des Nichtgebrauchs ihres Elytralorgans wegen schon mehrfach als ethologischen Sonderfall erwähnt. Während der sexuell gestimmten Begegnungen der Geschlechtspartner konnten weder Excitatorenangebote seitens der ♂ noch irgendwelche Ansätze zu weiblichen Organbissen erkannt werden. Stundenlange Beobachtungen an individuenreichen Populationen dieser sehr häufigen und mir zunächst lediglich „schwierig" erscheinenden Art an drei weit voneinander liegenden Fundplätzen erbrachten stets das gleiche Ergebnis.

Innerhalb ihrer Anfang Juni (etwa 6. 6.) beginnenden und bis Anfang (♂♂) und Mitte (♀♀) Juli reichenden Auftretenszeit waren in beiden Beobachtungsjahren (1958, 1959) etwa um den 15. 6. geschlechtliche Handlungen erkennbar. Um diese Zeit laufen und fliegen vor allem die ♂♂ lebhaft umher.

Auch die Begegnungen dieses vorwiegend an *Poa*-Arten lebenden, ombrophilen Malachiiden sind dem Zufall überlassen. Art- und Geschlechtserkennung entsprechen dem bereits für *A. pulicarius* mitgeteilten. Fühlerkontakte gleichgeschlechtlicher Tiere verlaufen feindlich, solche zwischen ♂ und ♀ führen ähnlich wie bei *A. pulicarius* zu einem kurzen Fühlerbetrillern, bei dem die Aktivität fast ausschließlich vom ♂ ausgeht. Enttäuscht muß man feststellen, daß dieses nunmehr, statt die erwartete Organzuwendung auszuführen, seine Partnerin blitzschnell hinterläuft und sie zu vergewaltigen sucht. Ein während dieser „heimtückischen" Handlung seitlich angebrachter Biß in die Halsschildregion des ♀ scheint obligat zu sein. Unter den von mir beobachteten Pärchen zeigte eines einen sechsmaligen Wechsel zwischen antennalem Kontakt und Hintergehung mit anschließendem Kopulationsversuch, der bei großer Erregung des ♂ mitunter auch ohne vorherige Konfrontierung ausgeführt wird. Entsprechend verhält sich *A. marginalis* auch in Gefangenschaft.

Verdächtig in Hinblick auf das Ergebnis meiner wahrhaft unermüdlichen Bemühungen bleibt die Tatsache, daß alle jene von mir beobachteten vergewaltigungsarten Kopulationsversuche an der Abwehr des ♀ scheiterten. Zur Deutung dieses Tatbestandes bieten sich zwei Möglichkeiten an:

1. Unter der großen Zahl an einem ♀ vorgenommener Kopulationsversuche vollzieht sich einer unter relativer Duldung durch das ♀ und

führt zum Ziele. Die Beobachtung dieses „Ausnahmefalles" ist Glückssache.

2. Ich selbst habe die auf nur einen oder sehr wenige Tage beschränkte Zeit voller sexueller Bereitschaft, in der es zu normalen, für EO-Arten typischen Balzabläufen kam, verpaßt.

Zur letztgenannten Version vermag ich mich offengestanden noch nicht zu bekennen und sehe in *A. marginalis* zunächst eine Art, die trotz gut ausgebildeter Excitatoren entweder in der Entwicklung jenes dem Organ korrelierten Verhaltens zurückblieb, oder aber ein solches sekundär wieder verlor. Verhaltensstudien an typengleichen *Axinotarsus*-Arten wären in Hinblick auf diesen Befund von großem Interesse.

II. Das Paarungsverhalten der Kopfgruben-Malachiiden

1. Allgemeines

Das Sexualverhalten der Kopfgruben-Malachiiden konnte an *Troglops albicans* (s. auch Matthes 1959) und *Malachius bipustulatus* sehr eingehend studiert werden, während ich für den mit der letztgenannten Art typengleichen *Malachius aeneus* leider nur eine sehr unvollständige Beobachtung mitteilen kann.

Wie schon dargelegt, vertreten die beiden hier behandelten KG-Typen zwei Hauptgruppen cranialer Excitatoren. Wie zu erwarten, ist auch das Verhalten der diese repräsentierenden Arten grundverschieden.

Für die Geschlechtserkennung der *M. bipustulatus*-Begegnung spielen naholfaktorische Reize eine Rolle, bei *T. albicans* sind es visuelle Eindrücke, die beim Gesamtvorgang der Partnererkennung den Ausschlag geben. Das *Troglops*-Balzgeschehen wird im Wesentlichen durch die starke Aktivität des ♂ bestimmt, das nach jenem dem frontalen Grubenangebot (AK) folgenden Knabberakt des ♀ (gk) sich in schnellem Seitwärtslauf hinter seine Partnerin begibt (SLH), deren Kopulationsbereitschaft prüft (P) und nach „Ablehnung" durch kurze Vorwärtsbewegung (vl) oder Flucht des ♀, sofort wieder nach vorn eilt (SLV), um erneut seinen Excitator anzubieten:

AK — gk — SLH — P — vl — SLV — AK — gk ...

Da die weibliche Kopulationsbereitschaft erst durch eine beträchtliche Zahl von Knabberakten erreicht wird, wiederholt sich dieser reizvolle „Tanz" des *Troglops*-♂, der an die gleitenden Bewegungen eines ferngelenkten Spielzeugautos erinnern mag, viele Male und wird nicht selten durch die Flucht des ♀ beendet oder eine Verfolgungsjagd über Äste und Blätter unterbrochen. Sobald es dem ♂ gelingt, seine Partnerin erneut frontal zu stellen, beginnt das „Spiel" anderenorts von neuem. Die Begattung dauert außergewöhnlich lang (bis etwa 50 min), und auch

hier verfällt das ♂ in einen nur kurz andauernden Zustand orgastischer Starre. Das ♀ läuft mit dem aufsitzenden ♂ lebhaft umher und versucht sich durch „Karussellbewegungen" seines Partners zu entledigen.

Während *T. albicans* mit schon funktionsbereiten Gonaden schlüpft, müssen der *M. bipustulatus*-Balz einige wenige, dem Reifefraß gewidmete Tage vorausgehen. Das ♂ verbleibt hier während des Handlungsablaufes in der seiner Partnerin konfrontierten Position. Nach oftmaliger Beschäftigung mit der männlichen Grube dreht sich das ♀ um 180° und seine Kopulationsbereitschaft wird durch eine sehr spezifische rückwärtige Berührung seitens des ♂ geprüft. Das noch unwillige ♀ reagiert mit einer Doppelhandlung, indem es eine kurze Bewegung nach vorn ausführt und sich anschließend zum Knabberakt zurückdreht:

gk — gk — gk — gk — ♀180 — P — vl — ♀180 — gk ...

Eine akinetische Phase wird während der Kopula — die im Film sehr schön gezeigt werden konnte — vom ♂ nicht durchlaufen.

Wenn sich das ♀ ihrer Kopfgrube widmet, zeigen die ♂♂ sowohl von *M. bipustulatus* als auch von *T. albicans* heftige Vorderbeinbewegungen, die den metapodialen Reaktionen der EO-♂♂ entsprechen dürften. Beide Arten lassen in ihrem Balzgeschehen jedoch antennale Stimulationsakte vermissen. Ob das bei *M. aeneus* konstatierte kurze Fühlerbetrillern als ein solcher zu deuten ist oder aber als einmalige Legitimationshandlung der Balz vorausgeht, kann noch nicht entschieden werden.

Ein den Excitatoren entstammender Nahduft scheint auch bei den KG-Arten, vielleicht in Kombination mit der gelben Farbe des „Gesichtes" und basaler Antennenglieder *(M. bipustulatus)*, den weiblichen Knabberakt auszulösen.

2. Das Verhalten der Arten

Troglops albicans. Meine Untersuchungen an *Troglops albicans* führte ich vorwiegend im Jahre 1957 durch. Die ersten wenigen ♂♂ und ♀♀ erschienen am 5. 6., die größte Individuenzahl wurde am 20. 6. erreicht. Während am 2. 7. noch einige Tiere feststellbar waren, gelang es am 9. 7. nur nach intensivem Suchen ein einziges ♀ zu entdecken. Balzhandlungen setzten unmittelbar nach dem ersten Erscheinen, nämlich am 6. 6., ein. Bereits einige Tage später konnte ich die erste Kopula registrieren. Am 20. 6. erreichte auch die Zahl der beobachteten Balzabläufe und Kopulationen ihren Höhepunkt. Die letzten beiden Balzspiele sah ich am 25. und 27. 6. Kopulationen kamen seit dem 20. 6. nicht mehr zur Beobachtung, was jedoch nicht ausschließt, daß auch nach diesem Termin noch Balzabläufe zur Begattung führten. Im Jahre 1958 traten die ersten Tiere schon am 31. 5. auf. Balzhandlungen fanden am 25. 6. noch statt. Nach meinen Notierungen entfällt im Jahre 1957 auf eine Auftretensdauer von 35 Tagen eine sehr lange, mindestens

22tägige Phase sexueller Aktivität, deren Einsetzen mit dem Beginn des Erscheinens praktisch zusammenfällt. *T. albicans* bedarf somit keines Reifefraßes (s. S. 512). Die Aktivität ist weitgehend temperaturabhängig. So war es am 20. 6. 57, dem „Hauptkopulationstag" dieses Jahres, heiß und schwül. Noch wärmer war der 2. 7. 57, aber zu dieser Zeit war die *Troglops*-Saison schon im Abklingen, und die wenigen noch vorhandenen Individuen zeigten keinerlei geschlechtliche Appentenz mehr.

An Tagen sexueller Aktivität sieht man vor allem die ♂♂ auf Blättern und Ästen der Obstbäume des Bräuningshofer Fundplatzes lebhaft umherlaufen. Die Begegnung der Geschlechter erfolgt rein zufällig. Trifft ein ♂ auf ein weibliches Tier, dann beginnt eine wilde Jagd über Blätter und Zweige, in deren Verlauf der Verfolger das ♀ nicht selten verliert und dann aufgeregt nach ihm sucht. Visuelle Eindrücke — die Komplexaugen der ♂♂ sind etwas größer als die der ♀♀ — scheinen für Art- und auch Geschlechtserkennung eine vorherrschende Rolle zu spielen. Für den ungefähr gleich großen, jedoch in Habitus und Bewegungsweise von *Troglops* verschiedenen *Anthocomus fasciatus*, der ebenfalls zu dieser Zeit noch auf den Obstbaumblättern sitzt oder umherläuft, zeigen die unter Sexualdruck stehenden *Troglops*-♂♂ kein Interesse. Dem Beginn einer Verfolgung muß ein Berührungskontakt nicht vorausgehen. Allerdings versucht das ♂, während es dem ♀ nacheilt, dessen Hinterende mit den Fühlern zu berühren. Auch wenn die Partner eine Pause in die Verfolgungsjagd einlegen und das ♂ noch keine frontale Begegnung sucht, berührt oder bestreicht es mit seinen Antennen das Hinterende des ♀. Die Deutung dieser Handlung bereitet Schwierigkeiten. Sollte sie zusätzlich im Dienste einer Geschlechtserkennung stehen oder gar ausschließlich? Wäre letzteres der Fall, dann müßten allerdings gleichgeschlechtliche ♂♂-Verfolgungen, die nach einer solchen Kontaktaufnahme wieder abgebrochen werden, zu beobachten sein. Dies ist jedoch nicht der Fall, wenngleich zugegeben werden muß, daß bei schnellen Verfolgungen für den Untersucher die Diagnostizierung der Geschlechter nicht immer einwandfrei möglich war. Die ♀♀ dürften ihre Partner vorwiegend an deren durch sexuelle Appetenz bestimmten Verhalten erkennen.

Die eigentliche Balz beginnt damit, daß das ♂ das fliehende ♀ überholt, um ihm frontal zu begegnen. Diese Konfrontierung der Partner kann zu einer kurzen, gegenseitigen Antennenberührung führen. Das weitere Handlungsgeschehen der *Troglops*-Balz konnte bis zu Kopulationsversuchen im Fangglas unter dem Stereomikroskop in allen Einzelheiten studiert werden. Die schon erwähnte Beobachtung Stammers erbrachte sogar im Glas eine geglückte Kopula, während meinen Ergebnissen, die sich auf vollzogene Kopulationen beziehen, Freilanduntersuchungen zugrunde liegen.

In dem Bestreben, seine Partnerin möglichst bald zum Knabbern in der sekretbietenden Kopfgrube zu veranlassen, versucht das ♂ seinen Kopf unter die Mundwerkzeuge des ♀ zu schieben (Anbieten der Kopfgrube = AK) und führt, wenn dieses nicht sofort Interesse für sein Organ zeigt, heftige Kopfstöße gegen den Kopf des ♀ aus. Mitunter knabbert das ♂ selbst an der Kopfkapsel des ♀, ehe es ihm seinen Excitator darbietet. Allzu stürmischen Unterschiebversuchen des ♂ versucht das ♀ durch Anpressen seines Kopfes an das Substrat oder durch kurze Abwehrbewegungen der Vorderbeine zu begegnen. Auf welchen Schlüsselreiz der AAM für die Knabberbewegung des ♀ anspricht, kann nur vermutet werden. Die gelbe Farbe der frontalen Kopfregion und ein dem Excitator entstammender Nahduft könnten hier wirksam sein[1]. Beim Anbieten seines Organs steht das ♂ dem ♀ frontal gegenüber oder schräg seitlich vor ihm. Das knabbernde ♀ senkt seine Mundwerkzeuge in die Kopfgrube des ♂ (Abb. 116), wobei seine Palpen die ihnen korrelierten Porenfelder der männlichen Frontalregion berühren. In welcher Weise in diesem Augenblick Mandibeln und Maxillen gebraucht werden, ist nicht feststellbar. Letztere dürften bei der Abnahme des median abgeschiedenen Excitatorensekretes eine Rolle spielen. Während des Knabberns (gk) stemmt das ♂ seine Grube gegen die Mundteile des ♀, das bei seiner Betätigung oft heftige Bewegungen (Schütteln, Zuckungen) des Kopfes zeigt. Auch das ♂ verharrt bei der Prozedur nur selten in „genießerischer" Ruhe, sondern gerät in steigende Erregung und wirft oft mehrere Male die Vorderbeine kurz hoch. Diese Bewegung ist zuweilen so heftig, daß sich die Vorderextremitäten über der Kopfkapsel berühren. Auch das auffordernde Kopfstoßen kann während des Knabberaktes auftreten. Das ♀ nimmt beim Knabbern eine schräg aufgerichtete Haltung ein. Seine Fühler sind schräg nach hinten gelegt, während die des ♂ waagerecht abstehen (Abb. 116) und oft heftig schlagen. Nur einmal konnte ich beobachten, daß die Antennenhaltung des ♀ der des ♂ entsprach. Die einzelnen Knabberakte sind von verschiedener Dauer. Ich stoppte Werte zwischen 3 und 46 sec. Hört das ♀ auf, sich mit der männlichen Kopfgrube zu beschäftigen, kann es durch erneute Organdarbietung bzw. Kopfstöße zu weiterem Knabbern veranlaßt werden. Schließlich reagiert das ♂ auf die Beknabberung seiner Grube in der Weise, daß es hinter das ♀ eilt (SLH), um durch Biß oder Berührung mit den Mundteilen an Abdomen, Elytrenspitzen oder einem der Hinterbeine die Kopulationsbereitschaft des ♀ zu prüfen (P) (Abb. 118). Der meist außerordentlich schnelle und im Film eindrucksvoll festgehaltene Lauf

[1] Da mit Sicherheit angenommen werden kann, daß das im Grubenbereich sezernierte Sekret dem ♀ begehrenswert erscheint, d. h. „gut schmeckt", mag bei sich mehrender Erfahrung — dies gilt nicht nur für *Troglops albicans* — auch Selbstdressur des ♀ eine gewisse Rolle spielen.

des ♂ zum Hinterende des ♀ (Abb. 117), durch den nicht nur die für den prüfenden Biß (bzw. die prüfende Berührung) sondern auch jene für die Begattung nötige Position erreicht wird, ist dadurch charakterisiert, daß der Kopf des sich optisch orientierenden ♂ ständig zum ♀ gerichtet bleibt (Taxis-Komponente). Dieses frontale Umlaufen des ♀ im Seitwärtsgang zeigen auch andere Insekten, so das zur Kopulation schreitende *Eumenis*-♂ (Tinbergen u. Mitarb. 1943), manche Feldheuschrecken, die Frontalstellung zum ♀ suchen (Jacobs 1953), und das Pflaumenböckchen (*Tetrops praeusta* L.), das ebenfalls sein ♀ seitwärtsschreitend im Halbkreis umläuft, „um die für die Begattung notwendige Ausgangsstellung" zu erreichen (Funke 1957). Das noch nicht kopulationswillige *Troglops*-♀ beantwortet die rückwärtige Berührung durch das ♂, indem es einige Schritte vorwärts läuft (vl) — Intentionsbewegung zur Flucht — oder die Flucht ergreift (f). Das ♂ eilt dann sofort im schnellen Seitwärtslauf

Abb. 116

Abb. 117

Abb. 118

Abb. 119

Abb. 116. *Troglops albicans.* Knabberakt (♂ oben). 9:1
Abb. 117. *Troglops albicans.* Seitwärtslauf des ♂ zum Hinterende des ♀ (♂ rechts). 9:1
Abb. 118. *Troglops albicans.* ♂ (unten) kurz vor der prüfenden Berührung. 9:1
Abb. 119. *Troglops albicans.* Seitwärtslauf des ♂ (links) zum Vorderende des ♀. 9:1

nach vorn (Abb. 119), um dem ♀ erneut sein Organ anzubieten. Dieser Seitwärtslauf nach vorn (SLV) erfolgt in den meisten Fällen auf der gleichen Seite wie der vorangegangene Lauf nach hinten. Auch totale Umgehungen oder Umrundungen (U) der Partnerin aus frontaler oder entgegengesetzter Position kommen vor. Im Falle

... gk — U — AK — AK — AK — gk ...

führt der Umlauf zur erneuten Einnahme der Frontalstellung. Eine derartige Umrundung kann auch einem Halblauf folgen, dem sich die Auslösung einer der polaren Handlungen (P oder AK) *nicht* anschloß, wie z. B.:

... SLH — P — vl — SLV — U — AK — gk — SLH — U — P — vl — SLV.

Durch den vollständigen Umlauf wird dann nochmals die gleiche Stellung gesucht, quasi um „das Versäumte nachzuholen". Eine regelrechte Flucht des ♀ versuchen die ♂♂ durch Überholen, Versperren des Fluchtweges und erneute Organdarbietung zu verhindern. Die Handlungskette

... AK — gk — SLH — P — vl (oder f) — SLV — AK ...

wiederholt sich — eventuell durch Verfolgungsjagd oder Sichputzen der Partner unterbrochen — immer wieder, da es sehr vieler Knabberakte bedarf, bis das ♀ zur Kopula bereit ist.

Die von mir unter natürlichen Bedingungen wahrgenommenen Kopulationen konnten leider nie von Beginn an verfolgt werden. Sie waren bei Einsetzen der Beobachtung alle bereits im Gange. Das ♂ hält sich während der Kopula mit den Krallen der Vorderbeine an den Elytrenrändern seiner Partnerin fest, nur seine Hinterbeine berühren den Boden. Die Fühler des ♂ sind nach unten abgebogen, während die des ♀ waagerecht gehalten werden (Abb. 120 und 121). Es kommt vor, daß sich das ♂ während der Kopula kurz aufrichtet, um sich zu putzen. In der Regel rennt das ♀ mit dem ♂ auf dem Rücken umher und führt dabei oft kreisende Bewegungen aus. Durch dieses „Karussell" soll offenbar — trotz anfänglicher Kopulationsbereitschaft — der lästige Reiter abgeschüttelt werden. Bei einem der kopulierenden Pärchen hielt sich das ♂ gerade noch mühsam, schräg auf dem ♀ hängend, „im Sattel" (Abb. 122). Während einiger sich vor meinen Augen abspielender Kopulationen verfiel das ♂ in den schon beschriebenen akinetischen Zustand und klappte nach hinten über. Die anscheinend in einer sehr frühen Phase des Begattungsaktes eintretende Starre löst sich jedoch sehr bald und die normale Stellung wird wieder eingenommen. Für die Kopulationsdauer stoppte ich 10—46 (!) min. Das sind sogar Mindestzeiten, da vom Beginn der Begattung bis zum Einsetzen meiner Beobachtung eine unbekannte Zeit verstrich. Ob sich die ♀♀ mehrere Male begatten lassen, konnte nicht festgestellt werden.

Einige der Kopulationsversuche die sich im Fangglas abspielten, waren *inverser* Art. Das ♂ bestieg sein ♀ von vorn und versuchte den Penis am Kopfende seiner Partnerin einzuführen. Solche Versuche wurden jedoch schnell wieder aufgegeben. Man könnte mit Funke (1957), der bei seinen Lamiinen derart „perverse" Versuche beobachtete, in der großen Erregung des ♂ die Ursache für ein solch aberrantes Verhalten sehen, vielleicht sind es aber auch Ermüdungserscheinungen, wenn dem *Troglops*-♂, das sonst Vorder- und Hinterende seiner Partnerin durchaus zu unterscheiden weiß, eine solche Fehlhandlung unterläuft.

Abb. 120 Abb. 121

Abb. 120 u. 121. *Troglops albicans.* Kopula. 9:1

Abb. 122

Abb. 122. *Troglops albicans.* Das ♀ vollführt heftige Bewegungen, um den kopulierenden Partner abzuwerfen. 9:1

Unter normalen Verhältnissen dürften derartige Desorientierungen kaum auftreten, führen doch da die Bemühungen des ♂ schließlich zur erlösenden Endhandlung, während im Glas die unermüdliche Balz nur mißglückte Begattungsversuche zeitigt.

Malachius bipustulatus. Ein meist nur wenige Tage währender Reifefraß geht in der Regel der sexuellen Phase voraus. Im Jahre 1958 verstrichen 4—5, 1959 etwa 8 Tage, bis die ersten sich nur innerhalb einer verhältnismäßig kurzen Periode abspielenden Balzhandlungen zur Beobachtung kamen. 1958 konnte ich am 25. 5. und 1. 6., 1959 vom 16.—19. 5. Balz und Kopulationen studieren. Ein in Waldnähe an einem Graben entlang führender und etwas erhöht liegender Grasstreifen mit hohen Fuchsschwanzhalmen erwies sich für Beobachtungen und Filmarbeit als besonders günstig. An diesem Biotop wurden 1959 60 m 16-mm-Schmalfilm vom Paarungsverhalten dieses Malachiiden gedreht.

Das erste *M. bipustulatus*-„Liebesspiel" beschrieb Evers (1956) wie folgt:

„Das Liebesspiel bei *Malachius bipustulatus* fängt ähnlich an, wie bei *Axinotarsus pulicarius*, indem sich ♂♂ und ♀♀ einander gegenüberstellen und sich lebhaft mit den Fühlern betasten. Sobald der Erregungszustand erreicht ist, legt das ♂ seine Fühler aneinander und stellt diese senkrecht in die Höhe. In dieser Haltung verharrt es wie erstarrt. Das ♀ legt fast unmittelbar danach seine Fühler um die des ♂, ebenfalls parallel und aneinandergelegt. Die weiblichen Fühler werden jedoch nicht nach oben, sondern schräg nach vorne in einem Winkel von ungefähr 45° ausgestreckt. Durch das Aneinanderpressen der männlichen und weiblichen Fühler berühren diese sich sehr intensiv. Während dieser Handlung drückt sich das ♂ zu Boden, während sich das ♀ etwas aufrichtet, so daß der Kopf des ♀ etwas höher liegt als der Kopf des ♂. Die Mandibeln des ♀ befinden sich somit genau vor dem Stirnorgan des ♂. Von dieser Position aus beißt nun das ♀ lebhaft in die Haarbüschel des Stirnorgans des ♂. Das ganze Spiel verläuft in Sekundenschnelle. Während das ♀ in die Stirnbüschel des ♂ beißt, richtet sich das ♂ auf den vier Hinterbeinen auf und hebt die Vorderbeine. Im nächsten Stadium beklopft das ♂ mit den Vorderbeinen den Kopf des ♀, indem es mit den Vorderbeinen symmetrische Klopfbewegungen ausführt. Diese Bewegungen werden laufend schneller, bis die Vorderbeine des ♂ sich zuletzt in dauernder Trillerbewegung befinden.

Das Liebesspiel kann sich sowohl auf einer horizontalen als auch auf einer vertikalen Unterlage (z. B. Grashalm) abspielen. In letzterem Falle spielt es keine Rolle, ob das ♂ oder das ♀ oben sitzt.

Nach einiger Zeit bricht das ♀ das Liebesspiel ab, verläßt das ♂ und kriecht sehr schnell und lebendig an dem Grashalm entlang nach oben. Wenn es etwa 10 cm geklettert hat, treten die Hinterflügel plötzlich unter den Flügeldecken hervor, während sich das Tier sofort mehr oder weniger fliegend fallen läßt. Das Verhalten macht einen unbeholfenen Eindruck. Das ♀ umklammert in seinem Fall den Grashalm genau vor dem dort noch immer harrenden ♂, wonach das Liebesspiel erneut beginnt. Das Davonlaufen des ♀ und das sich vor dem ♂ Fallenlassen kann sich lange Zeit wiederholen. Gelegentlich kommt es vor, daß das ♀ sich zu tief fallen läßt, und das ♂ nicht mehr zurückfindet. Das ♂, das in einer gewissen Starre auf die Rückkehr des ♀ wartet, erwacht dann gewissermaßen nach einiger Zeit aus seiner Starre und fängt an umherzulaufen, offensichtlich in der Hoffnung, das ♀ wiederzufinden.

Auffallend ist es, daß die Lebendigkeit des ♀ bei diesem Spiel größter ist als die des ♂."

Es sei der folgenden Darstellung vorweg genommen, daß die von EVERS geschilderten Unterbrechungen der Balz durch Davonlaufen und Sichfallenlassen des ♀ keineswegs dem normalen Handlungsablauf angehören. Die von ihm beobachteten Geschehnisse verliefen, offensichtlich durch das künstliche Milieu (s. S. 397) bedingt, unvollständig und atypisch.

Wie bei allen Malachiiden sind bei trübem und kühlem Wetter sowohl ♂♂ als auch ♀♀ sehr träge und flugunlustig. Die Tiere sitzen ruhig an den Ähren der Gräser und widmen sich der Nahrungsaufnahme. An sonnigen und warmen Tagen zeigen die Käfer gesteigerte Aktivität. Nur bei solch günstiger Witterung hat man die Möglichkeit, das Paarungsverhalten zu beobachten. Die sexuell appetenten ♂♂ fliegen unruhig von Halm zu Halm. Die Abflüge erfolgen meist dann, wenn die äußerste Spitze der Ähre erreicht ist. Aber auch die ♀♀ sind unruhig und wechseln

ihren Standort. Beide Geschlechter nehmen am Halm nicht selten die schon erwähnte schräg nach unten gerichtete, etwas abgespreizte Haltung ein (s. S. 490). Begegnungen, Balz und Kopulation finden fast ausschließlich an *Alopecurus*-Ähren statt. Im Film vollzieht sich einer der Handlungsabläufe – bildmäßig besonders wirkungsvoll — auf einem Schilfblatt.

Das Zusammentreffen der Geschlechtspartner am Halm erfolgt rein zufällig. Auch für *M. bipustulatus* muß eine Fernanlockung durch Duftstoffe verneint werden. Zweifellos wird der Artgenosse durch den Gesichtssinn wahrgenommen. Der Geschlechtserkennung kann ein Berührungskontakt vorausgehen. Bei gleichgeschlechtlichen Kontakten weichen die Tiere auseinander oder reagieren feindselig. Allerdings scheint bei der Erkennung der Geschlechter vorwiegend ein Nahduft wirksam zu sein. Ich hatte in manchen Fällen den Eindruck, daß ♂♂, die ein sich auf der gleichen Ähre näherndes ♀ optisch überhaupt nicht wahrnehmen konnten, trotzdem in eine gewisse Erregung gerieten und nach der Partnerin suchten. Vermutlich kommt den wenigen Drüsenporen unterhalb der Antennengruben des ♀ hier eine Bedeutung zu. Schließlich zeigen die einem ♀ begegnenden, sexuell appententen ♂♂, sobald sie eine gewisse Annäherung erreicht haben, die für den Beginn der Balz bzw. die Einleitung des Knabberaktes charakteristische Fühlerhaltung, was darauf hindeutet, daß sie in ihrem Gegenüber das ♀ erkennen. Die Fühler werden dabei schräg, nicht parallel, jedoch einen sehr spitzen Winkel zueinander bildend nach hinten gelegt (Abb. 123 und 124). In dieser Haltung sind die beilförmigen Erweiterungen der Fühlerglieder 2, 3 und 4 nach vorn gerichtet. Nimmt man an, daß diese so auffällig vergrößerten und zum Teil hellgelb gefärbten Antennenglieder Drüsenkomplexe beinhalten (s. S. 468), kann man die Möglichkeit nicht ausschließen, daß die hier produzierten Sekrete (vielleicht im Zusammenwirken mit dem Kopfgrubensekret) einen Duft aussenden, mit dem sich auch das ♂ dem ♀ gegenüber als solches ausweist. Ein frontaler Nahduft ist es auch, in dem ich den Auslöser für den weiblichen Knabberakt sehe. Eine Kombination dieses Reizes mit der gelben Farbe der Frontoclypealregion und jener Erweiterungen basaler Antennenglieder wäre denkbar.

Nach Evers (1956) beginnt das *M. bipustulatus*-„Liebesspiel" damit, daß sich die Tiere einander gegenüberstellen und sich lebhaft mit den Antennen betasten. „Sobald der Erregungszustand erreicht ist, legt das ♂ seine Fühler aneinander und stellt diese senkrecht in die Höhe." Ein solches, die Erregung steigerndes gegenseitiges Fühlerbetrillern, das die Balz der mit Elytralorganen ausgerüsteten Malachiiden wie z. B. *Axinotarsus pulicarius* und *Anthocomus fasciatus* einleitet, konnte ich bei *M. bipustulatus nicht* feststellen. Diese Phase antennaler Stimulation

fehlt ja auch bei *Troglops albicans*. Das *M. bipustulatus*-♂ stellt, sobald es einem ♀ begegnet, sofort seine Fühler schräg nach hinten. Diese schon

Abb. 123. *Malachius bipustulatus*. Das ♀ (in Abbildung 123—128 stets rechts!) nähert seine Mundteile der männlichen Kopfgrube. 6:1

Abb. 124. *Malachius bipustulatus*. Beginn eines Knabberaktes. Kurz nach Auslösung des Elektronenblitzes stellte das ♂ seine Fühler senkrecht, die auf dem Bild noch schräg nach hinten gelegt sind. 6:1

Abb. 125. *Malachius bipustulatus*. Knabberakt. Die Kontaktaufnahme des linken weiblichen Labialpalpus mit der Grubenvorderwand (LP-Feld) des ♂ ist deutlich erkennbar. 6:1

oben geschilderte Antennenhaltung schließt ein Betrillern von vornherein aus, sie legt jedoch die Excitatorenregion frei und ermöglicht es dem ♂, während des Bisses die MP-Porenfelder mit den Spitzen seiner Maxillarpalpen zu erreichen. Die Fühler des ♀ — leicht gespreizt, schräg oder waagerecht nach vorn gehalten — bleiben in normaler Position (Abb. 123). Sobald das ♂ seinen Kopf in Reichweite der

weiblichen Mundwerkzeuge gebracht hat, beginnt das ♂ in der Kopfgrube seines Partners zu knabbern. Unmittelbar nach Berührung seiner frontalen Kopfpartien durch die Mundteile des ♀, klappt das ♂ seine Antennen so weit nach vorn, bis die Erweiterungen der zweiten Fühlerglieder der weiblichen Kopfkapsel aufliegen. Damit ist jene für die Gesamtdauer des Knabberaktes typische senkrechte (Abb. 125) oder leicht nach vorn geneigte (Abb. 126) männliche Antennenhaltung erreicht[1]. Auch in dieser Position kommt es nur selten zu der von Evers konstatierten parallelen Lage der männlichen Fühler, die, wie auch die Fotos der Abb. 125 und 128 zeigen, in der Regel mehr oder minder stark auseinanderweichen. Die Antennen des ♀ sind auch während des Grubenknabberns schräg oder waagerecht nach vorn gerichtet (Abb. 125 bis 128). Eine parallele Senkrechtstellung der Fühler beider Geschlechtspartner, die nach Evers für den Knabberakt obligat sein und einen intensiven antennalen Kontakt gewährleisten soll, konnte nur ein einziges Mal während meiner Filmarbeit beobachtet und festgehalten werden.

Beim Knabberakt äußert sich die Anteilnahme des ♂ in einem rhythmischen, gleichzeitigen Auf- und Abschlagen der Vorderbeine, das sich zu schnellen Zuckungen steigern kann. Diese Vorderbeinbewegung setzt in der Regel erst nach gewisser Knabberdauer ein, kann aber während eines Knabberaktes auch unterbleiben. Nur selten ist der Abschlag dabei so heftig, daß das Substrat berührt wird. Evers spricht hier von symmetrischen Klopfbewegungen an den Kopf des ♀. Wie meine Beobachtungen sowie Film und Fotos (Abb. 126—128) zeigen, wird hierbei jedoch höchst selten und nur rein zufällig das ♀ berührt. Das gleiche gilt für das Vorderbeinhochwerfen der *Troglops*-♂♂ während des Knabberaktes, und man darf diese Bewegungen keineswegs dem bei *A. pulicarius* stattfindenden Vorderbeinspiel gleichsetzen. Eine Parallele findet diese Reaktion der KG-♂♂ jedoch in dem Hinterbeinhochwerfen, das den EO-Arten während des Beißens an ihren Elytralorganen eigen ist. Eine völlig anders zu deutende Vorderbeinbewegung läßt eine kurze Filmszene erkennen: Das ♀ unterbricht den Knabberakt — der übrigens ohne Vorderbeinreaktion des ♂ verlief — und wendet sich von seinem Partner ab. Das ♂ führt daraufhin mit dem linken Vorderbein Schlagbewegungen nach dem etwas schräg unter ihm sitzenden ♀ aus und scheint auch Kopf oder Fühler seiner Partnerin zu treffen. In dieser Handlung könnte man eine Aufforderung an das ♀, sich erneut mit der Kopfgrube zu beschäftigen, oder zumindest den Versuch einer Kontaktaufnahme sehen. Für den Knabberakt selbst stoppte ich Zeiten zwischen 5 und 26 sec (5, 6, 6, 7, 7, 8, 9, 10, 10, 11, 13, 13, 14, 14, 15, 15, 16, 18, 19, 20, 20, 20, 21, 21, 24, 26, 26 sec). Während des Knabberns wird

[1] In den Abbildungen sind die männlichen Fühler von denen des ♀ durch die größere Breite ihrer Glieder deutlich zu unterscheiden.

der Kopf des ♂ in der Regel ein wenig schräg nach unten gedrückt (Abb. 128), während das ♀ seinen Kopf mitunter etwas aufwärts hebt

Abb. 126

Abb. 127

Abb. 128

Abb. 126—128. *Malachius bipustulatus*. Knabberakt. 6:1

(Abb. 126 und 127). Die Partner können sich jedoch auch schräg aufgerichtet gegenüberstehen (Abb. 127), wobei sie beide nicht selten nur noch mit Hinter- und Mittelbeinen auf der Unterlage ruhen. Besondere Beachtung verdient Abb. 125 unserer Fotoserie, läßt sie doch den die männliche Grubenvorderwand (LP-Porenfelder!) berührenden linken

Labialpalpus des ♀ erkennen. Das ♀ führt oft mehrere Knabberakte hintereinander aus. Sobald es seine Mundteile aus der männlichen Grube entfernt, legt das ♂ seine Antennen wieder schräg nach hinten.

Nach mehrmaligem Grubenknabbern dreht sich das ♀ um 180°, wodurch es dem ♂ sein Hinterende zuwendet. Auf diese Drehung — die durchaus nicht schnell und unvermittelt erfolgt — kann eine sofortige Rückdrehung und erneute Beschäftigung mit der sekretbietenden Grube des ♂ folgen. In der Regel jedoch löst die Zukehrung des weiblichen Hinterendes beim ♂ jene Handlung aus, die ihm Aufschluß über die Kopulationsbereitschaft der Partnerin gibt. Das männliche Verhalten erschöpft sich hier nicht in einer einfachen rückwärtigen Berührung des ♀, sondern das ♂ schiebt seinen Vorderkopf unter die Abdomenspitze der Partnerin und legt die Fühler nach vorn. Dadurch wird das weibliche Hinterleibsende zwischen Clypealregion und Fortsätzen der Antennenglieder 2 und 3 kurz eingeklemmt. Ist das ♀ noch nicht paarungswillig, antwortet es durch eine minimale Bewegung nach vorn (vl), um dann nach Rückdrehung erneut in der Kopfgrube zu knabben. Diese Handlungsfolge wiederholt sich in der Regel (es sei denn, das ♀ fliegt mitten im Balzgeschehen davon) viele Male. Zum Beispiel:

gk — gk — gk — ♀180 — ♀180 — gk — gk — ♀180 — P —
vl — ♀180 — gk — ♀180 — P — vl — ♀180 — gk ...

Schließlich bleibt das ♀ auf eine der prüfenden Berührungen des ♂ hin still sitzen und gestattet dem Partner den Aufstieg zur Kopulation:

... — ♀180 — P — K.

Aber auch dann ist für das ♂ das „Rennen" nicht immer schon gewonnen, denn Abwehrbewegungen der weiblichen Hinterbeine können einen normalen Kopulationsverlauf vereiteln. Leider gelang in den meisten der von mir beobachteten Fälle männlicher Aufstiege dem ♀ eine erfolgreiche Abwehr, so daß es dann höchstens zu einer kurzen Einführung des Penis kam und im Protokoll nur „Kopulationsversuch" gebucht werden konnte. Die ♂♂ versuchen nach erfolgreicher Abwehr oft sofort wieder das ♀ zu besteigen. Der Schluß eines der gefilmten Handlungsabläufe zeigt jedoch eine ruhig vonstatten gehende Kopula, während der die Hinterleibsspitzen der Partner deutlich einander zugebogen werden und das ♂ schließlich mit eingeführtem Penis die Kopula durchführt. Aber auch in solchen „Idealfällen" dauert die Vereinigung im Vergleich zu *Anth. fasciatus* und *T. albicans* nicht allzu lange. Eine Erstarrung des ♂ erfolgt nicht. Beim Aufstieg auf das ♀ spielen die Vorderbeine des ♂ eine große Rolle. Durch wiederholtes Nachfassen dieser Extremitäten wird die Partnerin erklettert. In der erreichten Kopulaposition umklammert das ♂ zunächst nur mit den Vorderbeinen den Körper des ♀, später treten die Mittelbeine hinzu und

dann sind es nur noch die Hinterbeine mit denen das ♂ auf der Unterlage steht. Während des Aufstieges und der Kopula selbst sind die Fühler des ♂ in lebhafter Bewegung.

Malachius aeneus. Wie schon bemerkt, war ich an der Durchführung eingehender Verhaltensstudien am einzigen individuenreichen und für derartige Untersuchungen allein in Frage kommenden *M. aeneus*-Fundplatz durch „menschliche Gewalt" gehindert. So blieb der 15. 5. 59 der einzige Beobachtungstag, der, wie die geringe Appetenz der Tiere zeigte, offenbar noch zu früh lag und überdies durch die Witterung nicht sonderlich begünstigt war. Das magere Ergebnis dieser Stunden soll in der Hoffnung mitgeteilt werden, daß es mir einst gelingt, diese Lücke zu schließen und das Paarungsverhalten dieser Art gesondert zu publizieren.

An den wenigen beobachteten Begegnungen der Geschlechtspartner war bemerkenswert, daß sich diese, ganz im Gegensatz zu den für *M. bipustulatus* und *T. albicans* gewonnenen Befunden, bei frontaler Konfrontierung stets — wenn auch nicht heftig — mit den Fühlern betrillerten. Die ♂♂ gingen jedoch immer wieder zu feindseligen Angriffen auf das ♀ über, und nur bei einem Paar erlebte ich, wie der weibliche Partner zweimal schnell auf das ♂ zustieß und ruckartig in dessen Kopfgrube biß. Während dieser beiden außerordentlich kurzen Organbisse, die sich offenbar auf Grund des männlichen Verhaltens nicht zum typischen Knabberakt entwickelten, waren die Fühler des ♂ schräg nach vorn-auswärts gerichtet. Irgend ein Gebrauch der Haken am 2. und 3. Glied der männlichen Antennen war, wie ich auf S. 469 schon betonte, nicht festzustellen. Bei einem der beobachteten Kontakte folgte der gegenseitigen Fühlerberührung eine sofortige 180°-Drehung des ♂. Als dies geschehen war, flog das ♂ davon.

G. Sekretdarbietung im Paarungsgeschehen der Insekten und die Balz der Malachiiden als gustorischer Stimulationsvorgang

Das Zustandekommen jenes der Begegnung geschlechtsverschiedener Tiere einer Insektenart folgenden Sexualkontaktes ist von einer endogen bedingten Primärbereitschaft abhängig und beschränkt sich daher mitunter auf einen bestimmten Zeitabschnitt innerhalb des Imaginaldaseins der betreffenden Species. Einer der Partner, und zwar — wenn wir von Fällen vertauschter Aktivität absehen — stets das ♂, strebt dabei von sich aus zur Kopula, während das ♀, auch wenn es in den Geschlechtskreis eingeklinkt scheint, meist wenig Interesse am Kopulationsakt zeigt. Soweit die ♂♂ nicht durch plumpe Vergewaltigung zum Ziele gelangen, versuchen sie ihre unwillige Partnerin durch Stimulationen, Ablenkungsmanöver oder Überlistung zur Duldung des Begattungsvorganges zu bringen, der zwangsläufig mit einer Berührung des weiblichen Hinter-

endes verbunden, eine kritische und außerordentlich leicht Flucht- und Abwehrverhalten auslösende Situation darstellt. Alle diese der eigentlichen Kopulation vorausgehenden und ihrem Gelingen förderlichen Handlungen haben wir — übereinstimmend mit Bierens de Haan (1940) — als „Balz" bezeichnet und damit einen Terminus gebraucht, der sich auch für Wirbellose schon so eingeführt hat, daß es unzweckmäßig wäre, sich den Bedenken Müller-Usings (1959) anzuschließen, die dieser gegen einen umfassenden Gebrauch jenes alten weidmännischen Begriffes ins Feld führt.

Um die Malachiidenbalz in ihrer Eigenart klar umreißen zu können, ist es notwendig, zunächst mit dem Geschlechtsleben solcher Insekten bekannt zu machen, deren Präliminarienrepertoir ebenfalls das außergewöhnliche Verfahren der Sekretdarbietung und -annahme aufweist.

Eine der Sekretdarreichung in sexualbiologischer Hinsicht ähnliche Erscheinung ist die bei einigen Insekten-♂♂ übliche Überbringung eines „Hochzeitsgeschenkes" in Form eines Beutetieres, dessen Genuß das ♀ vom Kopulationsakt ablenkt. ♂♂ der Dipteren-Genera *Rivellia* und *Cardicephala* verabfolgen sogar ihrem ♀ während der Kopula in regelmäßiger Wiederholung erbrochene Tropfen flüssiger Nahrung (Richards 1927) und leiten damit zu jenem für unsere *Panorpa*-Arten bekannten Modus der Sekretdarbietung über, deren ♂♂ während der Begattung kleine, aus erhärtendem Speicheldrüsensekret bestehende Eiweißkügelchen vor ihrer Partnerin absetzen. Diese von den Mundteilen des ♂ noch zylindrisch geformten Fraßkörper werden vom ♀ sogleich verspeist — bis zu sieben Stück während eines Kopulationsaktes. Steiner (1930) und Grell (1938) halten das männliche Sekret für ein Ködermittel, durch welches das ♀ zur Kopula gewonnen werden soll. Da jedoch, wie Steiner selbst berichtet, das ♂ vorerst von einer Sekretproduktion absieht, wenn die Kopula auf normalen Nahrungsstoffen stattfindet und erst bei Unruhigwerden des ♀ mit der Sekretion beginnt, sollte man nicht von einer „zur Kopula verleitenden Rolle eines Ködermittels" sprechen, sondern in diesem Vorgang ebenfalls eine Ablenkung durch die angenehme Beschäftigung des Fressens sehen, welche die Kopulationsduldung seitens des ♀ — das vielleicht völlig in den Funktionskreis „Nahrungsaufnahme" einklinkt — zur Folge hat.

Im allgemeinen werden männliche Sekretgaben jedoch nicht „ausgespuckt", sondern durch Porenfelder oder eigene Darbietungsorgane an bestimmten Körperstellen des ♂ der Partnerin „serviert". So besitzen die ♂♂ einer Reihe von Gattungen der Blattaria *(Blattella, Supella, Ectobius, Parcoblatta)* den Kopfgruben der Malachiiden ähnliche Vertiefungen auf einem oder zwei der Abdominaltergite (7. und 8.), in die das Sekret von Drüsengruppen abgeschieden wird. Diese „Tergal"- oder „Dorsaldrüsen" (besser „Tergalgruben" oder „Tergalorgane")

— FEUERBORN (1922) prägte auf sie verweisend die Bezeichnung „Saftorgane" — finden in der Schabensystematik zur Artkennzeichnung Verwendung (RAMME 1923, 1951; REHN 1932), ihre Rolle im Paarungsgeschehen wurde durch SIKORAS (1918) und vor allem WILLES (1920) Beobachtungen an *Blattella germanica* L. bekannt. Neuerdings liegen von amerikanischer Seite sehr eingehende Untersuchungen über diesen Gegenstand (z. B. an *Blattella germanica* L., *Supella supellectilium* SERV., *Ectobius pallidus* OLIV., *Parcoblatta virginica* BR.) vor (ROTH 1952, ROTH und WILLIS 1952, 1954, 1957, 1958). Die Balz derartiger Schaben beginnt damit, daß das ♂ durch Fühlerberührung sich vom Geschlecht der Partnerin überzeugt. Bei diesem Kontakt wird durch antennale Sensillen kontaktchemorezeptorisch ein auf der Körperoberfläche des ♀ ausgeschiedenes Legitimationssekret wahrgenommen (ROTH und WILLIS 1954). Nach diesem Erkennungsvorgang beginnen sich die Tiere in Gegenüberstellung mit den Antennen zu betrillern. Diese Stimulationshandlung löst beim ♂ ein Aufrechtstellen seiner Flügel in einem Winkel von 45—90° aus. Durch eine anschließende Kehrtwendung, der Ausdehnung und Wölbung des Abdomens folgen, bringt das ♂ seine Tergalgruben in die Nähe der weiblichen Mundwerkzeuge. Nach kurzem Betasten der männlichen Organe mittels der Fühler, rückt das ♀ ein Stück vor, um vom Sekret des Partners zu lecken, und gerät dadurch in eine Position, die es dem ♂ gestattet durch plötzliches Rückwärtsschnellen (ausgelöst durch den Freßakt des ♀) sein Abdomenende unter das der Partnerin zu bringen und mit seinem Titilator deren Subgenitalplatte zu erfassen (" ... he pushes backwards and grasps her genitalia ...", ROTH und WILLIS 1958). Damit ist die Kopula eingeleitet, die selbst jedoch in einer völlig anderen Stellung („false-linear-position"), nämlich mit einander zugewandten Hinterenden (s. HARZ 1960[1], Abb. 13) vor sich geht ("... with their heads facing in opposite directions ...", ROTH und WILLIS 1958). Somit wird das ♀ durch den Genuß des in die männlichen Tergalgruben abgeschiedenen Sekretes in eine Position gezwungen, die es dem ♂ gestattet, die Kopula durch Ergreifen seiner Genitalien einzuleiten.

Die ♀♀ der Langfühlerschrecken (Ensifera), zu denen wir Laubheuschrecken (Tettigonioidea), Grillenartige (Gryllacridoidea) und Grillen (Grylloidea) zählen, befinden sich beim Begattungsakt, während dessen ihnen eine Spermatophore in die Geschlechtswege geschoben wird, stets über dem ♂. Ein im Verlauf der Kopula vom ♀ geübtes

[1] Der von HARZ für *Ectobius (silvestris?)* geschilderte Balzablauf — die Tergalgruben sollen hier nur Duftwirkung entfalten und nicht beleckt werden — war sicher atypisch. Dies muß unter anderem aus den Ergebnissen geschlossen werden, die ROTH und WILLIS (1957) über das Paarungsverhalten von *Ectobius pallidus* vorlegten.

Belecken oder Benagen der Rückenpartien des Partners ist hier weit verbreitet, und es können im männlichen Geschlecht dorsal lokalisierte Drüsenfelder oder Drüsenorgane auftreten. So bei der Gewächshausschrecke *Tachycines asynamorus* Adel., deren ♂♂ an der Hinterkante des ersten Abdominaltergits „eine kleine, zirkumskripte, lebhaft glänzende Stelle" (Gerhardt 1913) besitzt, an der vom ♀ während der Begattung geleckt wird. Die ♂♂ der beiden Höhlenschrecken *Troglophilus cavicola* Koll. und *T. neglectus* Kr. verfügen über je zwei mit rotem Sekret gefüllte Drüsensäcke zwischen 5. und 6., sowie 6. und 7. Abdominaltergit (Seliskar 1923). Es handelt sich um besonders differenzierte Abschnitte der Intersegmentalhaut, deren Hypodermis zu einem Drüsenepithel umgewandelt ist. Auch hier leckt das ♀, nachdem es den Rücken seines Partners bestiegen hat, vom ausgeschiedenen Sekret, das nach Seliskar süßlich schmecken soll. 1947 berichtete Gurney über das dorsale Abdominalorgan („Hubbels-Organ") zweier von ihm neu beschriebener Arten des neuweltlichen Genus *Pristoceutophilus* (*P. gaigei* Gurn. und *P. sargentae* Gurn.). Die ♂♂ dieser Schrecken tragen auf dem vierten Rückenschild ihres Hinterleibes eine auffällige, bohnenförmige Auftreibung mit einem scheibenartigen Anhang. Der Autor vermutet, daß es sich auch hier um ein dem ♀ Sekret spendendes Organ handelt. Auch bei der Phaneropterine *Isophya acuminata* Brunn. beschäftigt sich das ♀ während der Kopula mit zwei tergalen Setenreihen, in deren Region Drüsenepithel nachgewiesen wurde (Engelhardt 1915). Allgemein nimmt man an, daß diese Drüsen- oder Saftorgane der männlichen Schrecken die ♀♀ veranlassen, ihren Partner zu besteigen. Dies mag insofern zutreffen, als ein Nahduft des Organsekretes oder dessen kontaktchemorezeptorische Wahrnehmung durch ein dem endgültigen Aufstieg vorausgehendes Betasten der dorsalen Region mittels Antennen oder Palpen dem ♀ von dem zu erwartenden Genuß Kunde gibt. Eine weitere Aufgabe auch dieser Sekretdarbietung sehe ich jedoch wie bei den Panorpen darin, das ♀ nach seinem Aufstieg so „angenehm" zu beschäftigen, daß es ohne Fluchtversuch oder Abwehrbewegung die Prozedur der Spermatophorenübertragung vonstatten gehen läßt.

Damit haben wir intraspezifische Sekretdarbietungen kennengelernt, die entweder während des Kopulationsaktes vor sich gehen und in ablenkender bzw. beschwichtigender Weise dessen störungsfreien Verlauf sichern oder aber durch die Lokalisation der anbietenden Strukturen den weiblichen Partner zur Einnahme einer ganz bestimmten, dem Zustandekommen der Begattung förderlichen Position veranlassen.

Derartige Wege zur Überwindung der durch weibliche Kopulationsabneigung gegebenen Schwierigkeiten sind zweifellos primitiverer Natur. Vom Paarungsverhalten anderer Insekten wissen wir, daß während des Balzgeschehens sehr häufig ausgesprochen stimulierende Reize optischer,

taktiler, akustischer oder olfaktorischer Art geboten werden, die entweder sofortige Kopulationsbereitschaft des ♀ auslösen oder erst nach mehrmalig wiederholter Darbietung die sexuelle Erregung des ♀ im erforderlichen Maße steigern. Olfaktorische Stimulationen sind uns von Lepidopteren gut bekannt. So bietet das ♂ des viel zitierten Samtfalters *Eumenis semele* (L.) am Ende seiner Handlungskette den weiblichen Antennen einen Duftstoff, der die Kopulationsbereitschaft des ♀ auslöst oder, wie die Käfigversuche TINBERGENS u. Mitarb. (1943) wahrscheinlich machen, erst nach oftmaliger Wiederholung herbeiführt. Davon, welche Bedeutung derart olfaktorischen Stimulationen in der Schmetterlingsbalz zukommt, vermag die Fülle der durch BARTH (1938—1958) beschriebenen männlichen Duftorgane nächtlich fliegender Lepidopteren eine Ahnung zu vermitteln.

Das eindrucksvollste Beispiel für ein im wesentlichen auf akustischer Erregung beruhendes Balzgeschehen bieten uns die durch JACOBS (1953) so hervorragend untersuchten Feldheuschrecken, deren ♂♂ durch stimulierende Stridulation („Werbegesang") die Abwehrtendenzen ihrer Partnerin abbauen und schließlich deren Paarungsbereitschaft erreichen. Bei diesen Acridiern beobachtete JACOBS auch jene verbreitete Erscheinung, daß sich das ♂ durch seine Bemühungen selbst in immer stärkere Erregung hineinsteigert.

Auch die bilaterale Balz der Malachiiden bewirkt eine Erregungssteigerung beider Partner und führt schließlich, soweit den männlichen Bemühungen überhaupt Erfolg beschieden ist, zumindest zu einer primären Kopulationsbereitschaft, die während des Begattungsaktes nicht selten in erneutes Abwehrverhalten umschlägt. Wie uns bereits bekannt ist, sind die hier gebotenen stimulierenden Reize taktiler und stofflicher Natur. So besteht das „Paarungsspiel" der EO-Arten in der Regel aus einem ständigen Wechsel zwischen antennalen Stimulationen und Angebot sowie Annahme des männlichen Organsekretes. Durch das frontale Fühlerbetrillern werden beide Partner taktil gereizt, und während des Organbisses erfährt vor allem das ♂ Erregungen seiner elytralen Tangorezeptoren, aber auch die sich mit den Excitatoren beschäftigende Partnerin kann durch appendicale Strukturen mechanischen Reizen ausgesetzt werden. Nach Kenntnis der Excitatorenmorphologie und des Paarungsverhaltens unserer Objekte bestehen jedoch keine Zweifel, daß die Sekretdarbietung die zentrale Komponente des ganzen Geschehens darstellt; treten doch im Balzablauf der KG-Malachiiden mechanostimulatorische Faktoren nahezu völlig in den Hintergrund. Die ständige Wiederholung des Sekretangebotes fordert vom annehmenden ♀ eine fortlaufende aktive Teilnahme am Handlungsgeschehen und fesselt dieses an den unter Sexualdruck stehenden Partner. Während der Beiß- und Knabberakte werden dem weiblichen Tier über die Gusto-

rezeptoren Reize vermittelt, die seine sexuelle Stimmungslage mehr und mehr im Sinne einer Kopulationsbereitschaft oder -duldung beeinflussen. So können wir zwar für Malachiiden und die genannten Orthopteren den gleichartigen Tatbestand einer im Dienste des Kopulationsgelingens stehenden Sekretdarbietung und -annahme feststellen, dürfen aber nicht übersehen, daß die gereichten „Sozialsekrete" (Matthes 1960) völlig verschiedenartig in den sexuellen Kontakt der Partner eingreifen. Die während des „Paarungsspieles" der Malachiiden vermittelten Geschmacksreize sind hinsichtlich ihrer Wirkungsweise allein jenen andersartigen Reizqualitäten vergleichbar, die den bisher aus der Klasse der Insekten bekannten Balzabläufen einen stimulatorischen Charakter verleihen. Ein wirklicher Parallelfall für die mit unseren Käfern bei Insekten erstmalig nachgewiesene Balz auf der Grundlage gustorischer Stimulation, ist mir aus dem Tierreich nur für die allerdings zwittrigen Wegschnecken *(Arion)* bekannt geworden, die vor der Kopulation vom Schleimsekret ihres Partners fressen und dadurch in geschlechtliche Erregung geraten (Meisenheimer 1921, Frömming 1954).

H. Das Excitatorensekret

Als „Pheromone" werden neuerdings Sozialwirkstoffe bezeichnet, „die von einem Individuum nach außen sezerniert werden, von einem zweiten Individuum der gleichen Art aufgenommen werden und dort eine spezifische Reaktion, z. B. ein bestimmtes Verhalten oder eine entwicklungsphysiologische Determination, auslösen" und für die das Prinzip der Wirkung kleinster Mengen gilt (Butenandt 1959; Karlson und Lüscher 1959; Karlson 1959). Damit sollen die bisher üblichen Termini Ektohormone (Bethe 1932) und Exohormone oder Soziohormone (Novak 1959) ersetzt werden, den „hormons are defined as products of incretory glands, then the word ectohormon (— ectoincretion) constitutes a contradiction in itself" (Karlson und Butenandt 1959). Ganz davon abgesehen, daß wir unter Hormonen durchaus nicht „Produkte inkretorischer Drüsen", sondern humorale Regulatoren sowohl glandulärer als auch aglandulärer Herkunft verstehen, ist es ein höchst unglückliches Unternehmen, intraspezifisch wirkende Stoffe unter einem Begriff zu vereinen, der wiederum den Stamm „horman" enthält. Viele dieser „Pheromone" sind nämlich nichts anderes als chemische Auslöser, die ebenso wie optische oder taktile Reize über Rezeptoren auf das ZNS einwirken. Nur jene Substanzen, die durch den Darmtrakt oder das Integument in die Hämolymphe des Partners gelangen und direkten Einfluß auf das Stoffwechselgeschehen bzw. inkretorische Drüsen des anderen Individuums nehmen — wie z. B. das Fördersekret reifer *Schistocerca*-♂ (Loher 1961), — könnten mit Recht unter einem derart anspruchsvollen Terminus den Hormonen an die Seite gestellt werden.

Für unser Excitatorensekret, das die oben genannten Autoren entsprechend der Königinnensubstanz der Bienen und Ameisen den „orally acting Pheromons" zuordnen würden, steht fest, daß es additiv über Gustorezeptoren und ZNS wirkt. Es bleibt offen, ob es hier schließlich zu einer Beeinflussung der Corpora allata-Sekretion kommt.

Die chemische Natur des Excitatorensekretes ist noch nicht bekannt, doch berechtigen die von SCHILDKNECHT (Erlangen) und seinen Schülern entwickelten Methoden zu der Hoffnung, demnächst auch diese Frage klären zu können.

Ich selbst habe lediglich auf Cantharidin geprüft, veranlaßt durch eine Beobachtung FLACHS (nach GEILER 1953), „daß sich beim Präparieren am offenen Fenster ein *Notoxus monoceros* einfand, der die zarten Tibien eines frisch getöteten *Ebaeus* auffraß". *Notoxus*, ein Käfer aus der Familie der Anthicidae, gehört zu jenen Insekten, für die Cantharidin ein höchst begehrenswerter Fraßstoff darstellt (GÖRNITZ 1937, GEILER 1953, HAUPT 1953, FEY 1954, BUTENANDT 1955). Diese Cantharidinsucht oder Canthariphilie ist bei *Notoxus* so ausgeprägt, daß der Lockeffekt ein ausgezeichnetes Kriterium für die Anwesenheit von Cantharidin sein soll, „weitaus genauer als jede chemische Bestimmung" (FEY). Die Sekretion eines solchen Attraktivstoffes im Dienste des Paarungsgeschehens bei Malachiiden für möglich zu halten, wäre nicht völlig abwegig, vermutet man doch, daß sich das Vorkommen von Cantharidin nicht allein auf die Familie der Meloiden beschränkt (GÖRNITZ, GEILER, FEY). Ich habe daher an verschiedenen Fundstellen gekescherten Notoxen im Labor männliche Flügeldecken von *Axinotarsus pulicarius*, sowie zerquetschte ♂♂ und ♀♀ dieses Malachiiden vorgelegt. Sie zeigten für dieses Angebot keinerlei Interesse, um so mehr jedoch im Gegenversuch — wie zu erwarten — für einen toten *Meloe*, der wiederum auf lebende *Axinotarsus*-♀♀ in keiner Weise attraktiv wirkte. Auch nach Aufstreichen zerquetschter männlicher *Malachius marginellus*-Elytren auf meinen Lippenrand blieb die für Cantharidin charakteristische Hautreaktion (KAISER und MICHL 1958) aus.

J. Das Vorkommen von Excitatoren in anderen Coleopterenfamilien

Das in der vorliegenden Arbeit geschilderte Geschehen und seine morphologischen Grundlagen verleihen den Malachiiden eine interessante Sonderstellung und den „Ruhm", erste Repräsentanten eines bisher unbekannten Sexualverhaltens zu sein. Sucht man nach anderweitig vorhandenen excitatorenähnlichen Bildungen, die vermutlich ebenfalls im Dienste gustorischer Stimulation stehen, dann begegnet man in der Klasse der Insekten solchen innerhalb der Coleopteren.

So wurden mir an Vertretern der Cantharidae, Chrysomelidae und Meloidea durch Abbildungen und eigene Anschauung getrockneten Sammlungsmaterials Umbildungen an männlichen Fühlern bekannt, die ihre Deutung als Excitatoren erlauben.

130

129

131

132

Abb. 129. *Podabrus formosanus* Wittm., ♂. Fühlerglieder 1—4. Nach Wittmer (1954a)

Abb. 130. *Pseudosilis excavaticornis* Wittm., ♂. Fühlerglieder 1—8. Nach Wittmer (1957b)

Abb. 131. *Heteromastix archboldi* Wittm., ♂. Letzte Fühlerglieder. Nach Wittmer (1955c)

Abb. 132. *Agetocera hopei* Baly., ♂. Antenne. Nach Maulik (1932)

Derartiges in der engeren Malachiiden-Verwandtschaft der Cantharidae zu finden, konnte weder mit Bestimmtheit erwartet werden, noch besondere Verwunderung erwecken. Den Antennalexcitatoren der Gattung *Laius* sehr ähnliche Organe beschrieb Wittmer (1954a) für die in Formosa gefundenen *Podabrus*-Arten *P. gresitti* Wittm. und *P. formosanus* Wittm. am 2. und 3. Fühlerglied (Abb. 129). Eine ebensolche Umgestaltung des 7. Antennengliedes (Abb. 130) zeigt der aus Sumatra stammende *Pseudosilis excavaticornis* Wittm. (Wittmer 1957b), während in dem Genus *Heteromastix* nach den Abbildungen Wittmers

(1955c) die beiden letzten Fühlerglieder (10. und 11.) zum „Excitator" umgeformt sind (Abb. 131).

Unter den Chrysomeliden ist es die zur Unterfamilie der Galerucinae gehörende Gattung *Agetocera*, deren ♂♂ an ihren Antennen einen zweifellos sekretabscheidenden Apparat aufweisen. Beteiligt sind das 8. und 9. Glied. Ersteres ist stark vergrößert und wie die Untersuchungen Mauliks (1932) ergaben, führen Kanälchen zu einem zentralen Tubus, der an der Spitze dieses Fühlergliedes durch einen auffallenden Porus nach außen mündet (Abb. 132). Maulik vermutet bereits, daß das hier offenbar austretende Sekret im Geschlechtsleben der *Agetocera*-Arten von Bedeutung ist.

Eine besondere Überraschung war für mich die Bekanntschaft mit männlichen Exemplaren der Meloidengattung *Cerocoma*. Haarpinsel, grubenförmige Vertiefungen und dornartige Fortsätze an den Gliedern ihrer bizarr gestalteten Fühler (s. Eidmann 1941, Abb. 44; Meixner 1934/35, Abb. 1171/16) erwecken sofortige Zweifel an dem bislang vermuteten atelischen Charakter dieser Merkmale und verraten dem Kenner eine hier wohl mit Sicherheit vorliegende Excitatorenfunktion. Einige Arten (*C. schreberi* F., *C. mühlfeldi* Gyll., *C. kunzei* Waltl.) zeigen zusätzlich schüsselartige Vertiefungen der stark verdickten Maxillarpalpen, womit durch Synorganisation (Coadaptation) ein sekretbietendes Korrelat für die Gustorezeptoren weiblicher Palpen geschaffen sein könnte und das Prinzip der Malachiiden-Excitatoren einen geradezu idealen Parallelfall fände. Eine morphologisch-ethologische Bearbeitung dieser hochinteressanten Meloiden ist von mir geplant. Im Juli 1961 gelang es bereits, *Cerocoma schäfferi* L. bei Erlangen aufzufinden.

Zusammenfassung

1. Die ♂♂ vieler Malachiidenarten zeichnen sich durch eigenartige Organe aus, die an den verschiedensten Körperstellen dieser Käfer auftreten können. Es werden unterschieden:

Elytralorgane, Antennalorgane, Palpalorgane, mesopodiale und metapodiale Tibialorgane, Kopfgrubenorgane, Pronotalorgane, Metasternalorgane und Abdominalorgane. Die Lokalisation ist - mit Ausnahme des Genus *Malachius*- — gattungsgebunden, die Organe selbst sind artspezifisch.

2. Hoffbauer (1892) erkannte das Elytralorgan von *Axinotarsus marginalis* als sekretabscheidenden Apparat. Als erster beobachtete Evers (1948, 1956), daß elytrale und craniale Organe im Verlauf eines „Liebesspieles" den ♀♀ angeboten und von diesen mit den Mundwerkzeugen bearbeitet werden. Auch für die Organe andersartiger Lokalisation muß ein entsprechender Gebrauch während sexueller Kontakte angenommen werden.

3. Die sekretausscheidenden Organe, die wir mit Evers *Excitatoren* nennen, zeigen bilateralen Bau. Bei Lokalisation an Körperanhängen ergänzen sich die spiegelbildlichen Halborgane durch aktive (z. B. Antennen) oder a priori gegebene (z. B. Elytren) Zusammenfügung zum symmetrischen Gesamtorgan.

4. Getrocknetes Sammlungsmaterial bietet leider nur verunstaltete Organe. Ich war daher genötigt, mich für meine Untersuchungen mit alkoholfixierten oder einer Sonderbehandlung unterworfenen Exemplaren eigener Fänge zu begnügen. Diese Auswahl aus dem Angebot mitteleuropäischer Arten beschränkte die Bearbeitung der Excitatoren zwangsläufig auf Elytral- und Kopfgrubenorgane.

5. Berücksichtigung finden folgende Arten: *Troglops albicans* L., *Charopus flavipes* Payk., *Axinotarsus marginalis* Cast., *A. pulicarius* F., *Malachius bipustulatus* L., *M. aeneus* L., *M. marginellus* Oliv., *M. elegans* Oliv., *M. spinipennis* Germ., *M. viridis* F., *Anthocomus (Paremballus) fasciatus* L., *Anth. (Neotrotus) bipunctatus* Harr. und *Anth. (Anth.) coccineus* Schall. Beobachtungen über deren Vorkommen, Phänologie und Ernährungsweise werden im Kapitel C („Das Material") mitgeteilt.

6. Der Körper der Malachiiden ist reich mit epidermalen Drüsenelementen ausgestattet. Drüsenporen finden sich, wie auch für andere Coleopterenfamilien festgestellt (z. B. Canthariden, Paussiden) bevorzugt an der Basis elytraler und auch anderweitig lokalisierter Seten. Die für soziale Kontakte bedeutungsvollen beiden Körperpole zeigen auch dann, wenn sie excitatorenfrei bleiben, eine Vermehrung drüsigen Materials, die im Auftreten größerer Ansammlungen sensillenfreier Drüsenporen ihren äußeren Ausdruck findet. Von derart epidermalen Drüsen dürften sich die sekretorischen Gewebskomplexe der Excitatoren herleiten.

7. Die große Verschiedenartigkeit der Elytralexcitatoren vermag selbst innerhalb einer Gattung weit über die Grenzen der Artspezifität hinauszugreifen und veranlaßt zur Unterscheidung bestimmter EO-Typen, die ganzen Artengruppen zukommen können und in manchen Fällen für schon vorhandene Subgenera charakteristisch zu sein scheinen.

Die Elytralorgane stellen Einkneifungen der männlichen Elytren dar, durch die ein Endabschnitt, der Organboden, unter Bildung einer ± senkrechten Absturzwand stufenartig von der übrigen Flügeldecke abgesetzt wird. Aus Organboden oder Absturzwand differenziert sich am Elytreninnenrand ein chitinöser Anhang, auf dem Sekretkanäle ausmünden. Diese nehmen in einem elytralen Drüsenkomplex ihren Ursprung und werden auf dem Weg durch dieses Gewebe von einer Unzahl feiner, den sezernierenden Zellelementen entstammender Kanälchen mit Sekret versorgt. Neben diesem appendicalen Sekretgeber weist

jede Elytre zusätzlich je ein am Außenrand gelegenes und ein an der Elytrenspitze lokalisiertes sekretabscheidendes Porenfeld auf. Beim Biß des ♂ in den männlichen Flügeldeckenexcitator wird durch die raumschaffende Niveauabsenkung des Organbodens ein Kontakt der beiden Sekretgeber des Gesamtorgans mit der weiblichen Mundhöhle ermöglicht. Gleichzeitig berühren die Spitzen der weiblichen Maxillar- und Labialpalpen die ihnen korrelierten außenrandseitigen und distalen Porenfelder. Dadurch wird der gesamte gustorezeptorische Apparat des ♂ mit dem Excitatorensekret in Kontakt gebracht, das somit seine Wirkung als Geschmacksstoff entfaltet. Dieses „*Prinzip der multiloculären Gustorezeptorenreizung*" gilt auch für die Kopfgrubenexcitatoren, deren paarige Vertiefungen gleichfalls Raum für die weiblichen Mundteile schaffen, während ihre den weiblichen Geschmacksorganen zugeordneten Sekretionsorte außerhalb oder im Randgebiet der eigentlichen Gruben liegen.

8. Der Sekretgeber der Elytralorgane trägt in der Regel einen Setenschopf, der das an seiner Basis abgeschiedene Sekret kapillar aufnimmt und den medianen Rezeptoren des ♀ darreicht. Eine Reihe der elytralen Excitatoren weisen einen zweiten, sich dem Sekretgeber entgegenneigenden Fortsatz auf. Dieser meist stark sklerotisierte Distalappendix erfüllt primär die Aufgabe, den weiblichen Mundteilen ein Widerlager zu bieten, dient jedoch überdies sowohl der Aufnahme als auch der Setzung mechanischer Reize. Dabei ist es möglich, daß die Erregung männlicher Sensillen eine vermehrte Sekretabscheidung zur Folge hat. Je nachdem ob ein Distalappendix vorhanden ist oder nicht, unterscheiden wir diappendicale und monoappendicale Elytralorgane. Die Appendices der monoappendicalen Excitatoren übernehmen zusätzlich zur Sekretdarreichung die Funktionen des Distalappendix.

9. Die vielen Malachiidengattungen eigenen Kopfgrubenorgane sind Differenzierungen der frontalen Kopfregion des ♂ und nur im Genus *Malachius* ist der Postclypeus an der Bildung des Excitators beteiligt (frontoclypeales Organ). Diese beiden Hauptgruppen cranialer Excitatoren werden in der vorliegenden Bearbeitung durch *Albicans-* und *Bipustulatus*-Typ vertreten. Die untersuchten Objekte zeigten eine starke Unterlagerung des gesamten frontalen Integuments mit Drüsengewebe. Bei *Troglops albicans* konnten die den weiblichen Gustorezeptoren korrelierten Orte der Sekretabscheidung nachgewiesen werden, während der *Bipustulatus*-Typ medianer Sekretion dienliche Austrittsstellen vermissen ließ. Es wird jedoch angenommen, daß die feinen Haare eines median inserierten Sensillenschopfes von seitlichen Drüsenporen stammendes Sekret kapillar zur Mitte leiten. In der Gattung Malachius geht das Vorhandensein einer Kopfgrube mit der Umbildung einiger der ersten vier Antennenglieder einher.

10. Mit den „Sägemembranen" an den männlichen *Anthocomus fasciatus*-Fühlern (5.—11. Glied) wurde ein Mechanostimulator entdeckt, der den Erregungseffekt des frontalen Antennalkontaktes steigert.

11. Die ♂♂ einiger Malachiidengattungen (unter anderem *Axinotarsus*, *Attalus*) zeichnen sich durch eine kammartige Bildung am verlängerten zweiten Tarsalglied der Vorderextremitäten aus. Durch Zurückklappen der folgenden distalen Tarsenglieder wird unter Beinverkürzung dieser „Tarsalkamm" zum „Endorgan" der Extremität. Diese nach innen gerichteten Kämme dienen der Verankerung des kopulierenden ♂ an der Partnerin.

12. Das Sichfinden der Geschlechtspartner ist bei den Malachiiden allein dem Zufall überlassen. Populationsdichte und Aktivität der Tiere — vor allem der ♂♂ — bestimmen die Begegnungschancen. Der Artgenosse wird visuell erkannt, während ein teils kontaktchemorezeptorisch, teils naholfaktorisch wahrgenommenes Legitimationssekret das Geschlecht der Partner auszuweisen scheint. Zu optischer Geschlechtserkennung ist offenbar das *Troglops albicans*-♂ befähigt.

13. Die der Geschlechtserkennung folgenden und der Kopulation vorausgehenden, als Balz bezeichneten Handlungen vollziehen sich in vielen Fällen unter lebhafter Beteiligung der beiden Partner („bilaterale Balz") und sind oft von außerordentlich langer Dauer.

Es gelang das Paarungsverhalten folgender Arten eingehend in freier Natur und zum Teil auch ergänzend im Laboratorium zu studieren: *Axinotarsus pulicarius*, *Anthocomus fasciatus*, *Anth. coccineus*, *Malachius marginellus*, *Troglops albicans* und *M. bipustulatus*.

A. marginalis zeigte trotz wohlausgebildeter Elytralorgane reines Vergewaltigerverhalten, und über die sexuellen Kontakte des seltenen *M. aeneus* konnte nur Fragmentarisches mitgeteilt werden.

14. In seinen Grundzügen wird der Balzablauf durch die Lage der Excitatoren bestimmt. Die ♂♂ der Arten mit Elytralorganen reagieren bereits auf den ersten antennalen Kontakt durch eine Drehung um 180°, durch die sich das ♀ dem Hinterende des ♂ gegenübergestellt sieht und meist sofort oder etwas verzögert in das Elytralorgan beißt. Diese Handlung, die zur Perzeption des männlichen Geschmackssekretes führt, wird — so hat es den Anschein — durch einen vom Excitator ausgehenden Nahduft ausgelöst. Frontale Stimulation, Organangebot und anschließender Beißakt vollziehen sich während der Balzabläufe meist in unermüdlicher Wiederholung, wobei sich die Erregung der Partner mehr und mehr steigert.

Das *Anth. coccineus*-♂ schließt seine Organzuwendung nicht nur frontalen Kontakten sondern auch der rückwärtigen antennalen Be-

rührung des abgewandten ♀ an, das sich seinerseits umwendend sogleich dem Elytralorgan gegenübersteht und dessen „Einladung zum Sekretgenuß" nachkommt.

15. Eine hochinteressante Abwandlung des zum Organbiß führenden Verhaltens zeigt *M. marginellus*, dessen frontale Begegnungen stark von feindseligen Reaktionen beherrscht werden und deshalb einer antennalen Fühlungnahme völlig entbehren. Zur Vermeidung weiterer, den Balzablauf gefährdender Konfrontierungen verharrt das ♂ nach dem weiblichen Organbiß in seiner Position, während sich das ♀ um 180° dreht, so daß die Tiere „gefahrlos" Hinterende an Hinterende stehen. Um erneute Rückdrehung und damit den nachfolgenden Organbiß des ♀ zu erreichen, bedient sich das ♂ nunmehr eines besonderen „Kunstgriffes"; es verlängert seinen Hinterleib und ertastet mit kitzelnden Bewegungen die Abdomenspitze des ♀. Der Erfolg, 180°-Wendung und Organbiß des ♀, bleibt nicht aus.

16. Im fortgeschrittenen Stadium der durch Wiederholungen gekennzeichneten Malachiidenbalz kommt es zu einer sehr bemerkenswerten Handlungsfolge. Im Anschluß an einen Organbiß dreht sich das ♀ um 180° und das sich etwas verzögert umwendende ♂ steht dem Hinterende seiner Partnerin gegenüber, das es mit Antennen oder Mundwerkzeugen kurz berührt. Diese „prüfende Berührung" gibt dem ♂ Auskunft über die nunmehr vielleicht vorhandene Paarungsbereitschaft seiner Partnerin. Das ablehnende ♀ dreht sich sofort zum Frontalkontakt zurück *(A. pulicarius)* oder bekundet durch eine leichte Vorwärtsbewegung (Intention zur Flucht) seine noch mangelnde Bereitschaft *(Anth. fasciatus, M. marginellus)*. Erst wenn das ♀ keinerlei Reaktion auf die Anfrage des ♂ zeigt, schreitet dieses zur Kopula.

17. *Troglops albicans* und *Malachius bipustulatus*, Vertreter zweier grundverschiedener Kopfgrubentypen, weichen auch in ihrem Paarungsverhalten prinzipiell voneinander ab.

18. Das Bild der *Troglops*-Balz wird durch die starke Aktivität des ♂ geprägt. Nach frontalem Grubenangebot und dem ihm folgenden Knabberakt des ♀ eilt das ♂ in schnellem Seitwärtslauf hinter seine Partnerin und prüft durch rückwärtige Berührung deren Begattungsbereitschaft. Im Anschluß an die zunächst stets erfolgende „Ablehnung" des ♀ durch kurze Vorwärtsbewegung eilt das ♂ wieder nach vorn, um erneut seine Kopfgrube anzubieten. Dieser so eindrucksvolle „Tanz" des *Troglops*-♂ findet erst sein Ende, wenn die rückwärtige „Anfrage" durch ruhiges Sitzenbleiben des ♀ positiv beantwortet und der Aufstieg zur Kopula gestattet wird.

19. Für die Geschlechtserkennung der *M. bipustulatus*-Begegnung spielen naholfaktorische Reize eine Rolle. Während des Handlungsgeschehens verbleibt das ♂ in der seiner Partnerin konfrontierten Position. Das ♀ dreht sich nach mehrmaliger Beschäftigung mit der männlichen Kopfgrube um 180° und das ♂ prüft mittels einer sehr spezifischen rückwärtigen Berührung die Kopulationsbereitschaft des ♀, das — ist es noch unwillig — sich ein Stück nach vorn bewegt, um sich dann zum Knabberakt zurückzudrehen.

20. Die bisher noch nie beschriebene Malachiidenkopula komplett zu beobachten, gelang an *Anth. fasciatus*, *T. albicans* und *M. bipustulatus*.

Das *Anth. fasciatus*-♂ verfällt schon kurz nach Einführung des Penis in einen akinetischen Zustand („orgastische Starre"), während dessen es bis zur „Maikäferstellung" nach hinten überklappen kann. Nach dem „Erwachen" wird wieder Normalstellung — auf dem ♀ reitend — eingenommen. Dies gilt auch für *T. albicans*, der sich durch eine extrem lange Begattungsdauer — bis zu 50 min — auszeichnet. Ohne eine Erstarrung des ♂ verläuft die nur kurze *M. bipustulatus*-Kopula. Nur lückenhaft sind die diesbezüglich an *Anth. coccineus* erzielten Ergebnisse. Ein Pärchen wurde in Maikäferstellung angetroffen. Die von mir im Freien beobachteten und gefilmten *A. pulicarius*-Begattungen, für die ein überfallartiger Aufstieg des ♂ kennzeichnend ist, wurden sehr bald durch weibliche Abwehr beendet. Es bleibt fraglich, ob sie nur so kurze Zeit dauern, oder aber in ihrem vollständigen Verlauf noch nicht zur Beobachtung kamen. Inverse Kopulationsversuche traten nur unter Laborbedingungen auf (*Anth. coccineus*, *T. albicans*).

21. Um einen Abbau weiblicher Kopulationsunlust zu erzielen, werden von balzenden Insekten-♂♂ ausgesprochen stimulierende Reize optischer, taktiler, akustischer oder olfaktorischer Art geboten, die entweder sofortige Kopulationsbereitschaft auslösen oder erst nach mehrmalig wiederholter Darbietung die sexuelle Erregung des ♀ im erforderlichen Maße steigern. Mit der Balz der Malachiiden, deren zentrales „Ereignis" in der Darbietung und Annahme eines Geschmacksstoffes gesehen werden muß, wurde erstmalig ein eklatanter Fall gustorischer Sexualstimulation bekannt.

22. Die chemische Natur des Excitatorensekretes ist noch unbekannt. Prüfung auf Cantharidin (*Notoxus*, Lippentest) verlief negativ.

23. Excitatorenähnliche Bildungen antennaler Lokalisation zeigen die ♂♂ einiger Canthariden und der Chrysomelidengattung *Agetocera*. Wahrscheinlich erfüllen auch die bizarr gestalteten Fühler männlicher Exemplare der Meloidengattung *Cerocoma* Excitatorenfunktion.

Alphabetisches Verzeichnis der im Text gebrauchten Abkürzungen

AK = Anbieten der Kopfgrube (♂).
AR-seitig = außenrandseitig (auf Elytre bezogen).
EO = Elytralorgan (EO-Arten = Arten mit Elytralorganen im männlichen Geschlecht).
f = Flucht (♀).
F = Flucht (♂).
FA, fa = frontale Auseinandersetzung (♂, ♀).
FS, fs = Fühlertrillern bzw. Frontalspiel (♂, ♀).
gk = Grubenknabbern (♀).
IR-seitig = innenrandseitig (auf Elytre bezogen).
K = Kopulation.
KG = Kopfgrube (KG-Arten = Arten mit Kopfgrube im männlichen Geschlecht).
KI = Abdomenkitzeln (♂).
KV = Kopulationsversuch (♂).
LP-Feld = den weiblichen Labialpalpen korreliertes Drüsenporenfeld.
MP-Feld = den weiblichen Maxillarpalpen korreliertes Drüsenporenfeld.
♂ 180 = Drehung des ♂ um 180°.
ob = Organbeißen (♀).
ok = Organknabbern (♀).
OZ = Organzuwendung (♂).
P = Prüfung der Kopulationsbereitschaft durch ♂.
RB = rückwärtige Berührung durch ♂.
SLV = Seitwärtslauf nach vorn (♂).
SLH = Seitwärtslauf nach hinten (♂).
U = Umrundung (♂).
vl = Vorwärtslauf (♀).
♀ 180 = Drehung des ♀ um 180°.

Literatur

ABBOT, C. E.: The sensory basis of courtship. J. N.Y. ent. Soc. **49**, 217—220 (1941).
ABEILLE DE PERRIN, E.: Malachides d'Europe & Pays voisins. Publication de la societe Entomologique de France. Paris: Edouard Duruy 1891.
AUTRUM, H.: Nerven- und Sinnesphysiologie. Fortschr. Zool., N.F. **9**, 537—604 (1952).
BACH, M.: Käferfauna für Nord- und Mitteldeutschland mit besonderer Berücksichtigung der preußischen Rheinlande, Bd. 2. Koblenz 1854.
BARTH, R.: Bau und Funktion der Flügeldrüsen einiger Mikrolepidopteren. Untersuchungen an den Pyraliden: *Aphomia gularis*, *Galleria mellonella*, *Plodia interpunctella*, *Ephestia elutella*, *Ephestia kühniella*. Z. wiss. Zool. **150**, 1—37 (1938).
— Die männlichen Duftorgane einiger *Argynnis*-Arten. (Vergleichende Untersuchungen an *Argynnis paphia*, *adippe* und *aglaia*.) Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **68**, 331—362 (1944).
— Das männliche Duftorgan von *Erebus odoratus* L. (Lepidoptera, Noctuidae). Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **72**, 289—301 (1952).
— Männliche Duftorgane Brasilianischer Lepidopteren. 1.—20. Mitt. An. Acad. bras. Ci. **26**—**30** (1955—1958).
— Männliche Duftorgane Brasilianischer Lepidopteren. 21. Mitt.: Über die Dufteinrichtung des Männchens einer Art der Gattung *Semaeopus* (Lepidoptera, Geometridae). An. Acad. bras. Ci. **30**, 561—573 (1958).
— O Tubo abdominal do macho de *Agylla argentea* WLK. (Lepidoptera, Arctiidae). Mem. Inst. Osw. Cruz **57**, 73—82 (1959).

Beier, M.: Blattodea. Schaben. In P. Schulze, Biologie der Tiere Deutschlands, Liefg 36, Teil 26, S. 1—116. 1933a.
— Saltatoria. Grillen und Heuschrecken. In: P. Schulze, Biologie der Tiere Deutschlands, Liefg 36, Teil 26, S. 292—415. 1933b.
Boeckh, J., K.-E. Kaissling u. D. Schneider: Sensillen und Bau der Antennengeißel von *Telea polyphemus*. (Vergleiche mit weiteren Saturiden: *Antheraea*, *Platysamia* und *Philosamia*.) Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **78**, 559—584 (1960).
Boldyrev, B. T.: Über die Begattung und die Spermatophoren bei einigen Locustodea und Gryllodea. Rev. Russe Entomol. **13** (1913).
Borchert, W.: Die Käferwelt des Magdeburger Raumes. Magdeburger Forschungen, Bd. 2. 1951.
Brandes, G.: Über Duftapparate bei Käfern. Z. Naturw. **72**, 209—216 (1899).
Buddenbrock, W. v.: Vergleichende Physiologie, Bd. 1: Sinnesphysiologie. Basel: Birkhäuser 1952.
— Das Liebesleben der Tiere. Bonn: Athenäum 1953.
Butenandt, A.: Wirkstoffe des Insektenreiches. Nova Acta Leopold. Halle, N.S. **17**, 445—471 (1955a).
— Über Wirkstoffe des Insektenreiches. II. Zur Kenntnis der Sexual-Lockstoffe. Naturw. Rdsch. **8**, 457—464 (1955b).
— Wirkstoffe des Insektenreiches. Naturwissenschaften **46**, 461—471 (1959).
Champion, G.: Revision of the Mexican and Central American Malachiidae and Melyridae, with descriptions of new species. Trans. ent. Soc. Lond. **1**, 13—127 (1914).
Chopard, L.: La biologie des Orthopteres. Encyclopedie Entomologique, Série A, 20. Paris: Lechevalier 1938.
Debaisieux, P.: Organes scolopidiaux des pattes d'Insects. Cellule **47**, 77 (1938).
Döhring, E.: Zur Biologie des großen Eichenbockkäfers (*Cerambyx cerdo* L.) unter besonderer Berücksichtigung der Populationsbewegungen im Areal. Z. angew. Zool. **42**, 251—373 (1955).
Dorn, K.: *Ebaeus thoracicus* Fourcr. Entom. Bl. (Krefeld), Kleine Mitteil. Nr 1496 (1954).
Eidmann, H.: Lehrbuch der Entomologie. Berlin: Parey 1941.
Engelhardt, V. v.: Über die Hancocksche Drüse von *Occanthus pellucens* Scop. Zool. Anz. **44**, 219—227 (1914).
— On the structure of the alluring gland of *Isophya acuminata* Br.-W. Bull. Soc. Ent. Mosc. **1**, 58—63 (1915).
Engelmann, F.: Die Steuerung der Ovarfunktion bei der ovoviviparen Schabe *Leucophaea maderae* (Fabr.). J. ins. Physiol. **1**, 257—278 (1957).
— Hormonal control of mating behavior in an insect. Experentia (Basel) **16**, 69—70 (1960).
Erichson, W. F.: Entomographien. I. Berlin 1840.
Escalera, M. M. de la: Avance para el concimiento de los *Axinotarsus* del Mediteraneo occidental (Col. Malachiidae). Eos (Madrid) **2**, 217—279 (1926).
Evers, A.: *Malachius viridis* F. und *bipustulatus* L. 1. Beitrag zur Kenntnis der Malachiidae (Col.). Entom. Bl. (Krefeld) **40**, 138—139 (1944).
— Die Malachiidae des Rheinlandes, insbesondere vom linken Niederrhein (Revision). (4. Beitrag zur Kenntnis der Malachiidae.) Entom. Bl. (Krefeld) **41—44**, 130—133 (1945—1948).
— Over de aanhangsels aan de uiteinden der dekschilden bij het ♂ van *Axinotarsus pulicarius* F. (2e Bijdrag tot de kennis der Malachiidae). T. Ent. **89**, 149—154 (1948a).

Evers, A.: *Myrmekophasma fukienensis* n.sp., a new Malachiid beetle from Fukien (SouthEast-China). (3rd. Contribution to the knowledge of Malachiidae). T. Ent. **89**, 155—157 (1948b).
— Die *Sphinginopalpus*-Arten von tropisch Afrika (Col. Malach.). (9. Beitrag zur Kenntnis der Malachiidae.) Rev. Zool. Bot. Afr. **43**, 318—328 (1950).
— Über die Funktion der Excitatoren beim Liebesspiel der Malachiidae. (11. Beitrag zur Kenntnis der Malachiidae.) Entom. Bl. (Krefeld) **52**, 165—169 (1956).
— Beobachtungen an *Axinotarsus pulicarius* F. Entom. Bl. (Krefeld) **56**, 77—88 (1960).
Faber, A.: Die Laut- und Bewegungsäußerungen der Oedipodinen. Z. wiss. Zool. **149**, 1—85 (1937).
— Laut- und Gebärdensprache bei Insekten. Orthoptera (Geradflügler), Teil 1. Mitt. staatl. Mus. Naturk. Stuttgart **287**, 1—198 (1953).
Feuerborn, H. J.: Der sexuelle Reizapparat (Schmuck-, Duft- und Berührungsorgane) der Psychodiden nach biologischen und physiologischen Gesichtspunkten untersucht. Arch. Naturg. A **88**, H. 4, 1—137 (1922).
Fey, F.: Beiträge zur Biologie der canthariphilen Insekten. Beitr. Ent. **4**, 180—187 (1954).
Frings, H.: A contribution to the comperative physiology of contact chemoreception. J. comp. physiol. Psychol. **41**, 25—34 (1948).
—, and M. Frings: The loci of contact chemorezeptors in insects. A review with new evidence. Amer. Midl. Natural. **41**, 602—658 (1949).
Frisch, K. v.: Über den Sitz des Geruchsinnes bei Insekten. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **38**, 449—516 (1921).
Frömming, E.: Biologie der mitteleuropäischen Landgastropoden. Berlin: Duncker & Humblot 1954.
Funke, W.: Zur Biologie einheimischer Lamiinen (Cerambycidae, Coleoptera). Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **85**, 73—176 (1957).
Geiler, H.: Beitrag zur Biologie und Phänologie von *Notoxus monoceros* L. Beitr. Ent. **3**, 569—576 (1953).
Gerhardt, U.: Kopulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden, Teil 1. Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **35**, 415—530 (1913).
— Teil 2. Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **37**, 1—64 (1914).
— Neue Studien über Kopulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden. Acta zool. (Stockh.) **2** (1921).
Görnitz, K.: Cantharidin als Gift und Anlockungsmittel für Insekten. Arb. physiol. angew. Ent. **4**, 116—157 (1937).
Greiner, J.: Malachiidae. In Junk u. Schenkling, Coleopterorum Catalogus Pars, 159. Gravenhage: Junk 1937.
Grell, K. G.: Der Darmtraktus von *Panorpa communis* L. und seine Anhänge bei Larve und Imago. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **64**, 1—86 (1938).
Gupta, P. D.: On the copulation and insemination in the cockroach *Periplaneta americana* (Linn.). Proc. nat. Inst. Sci. India **13**, 65—71 (1947).
Gurney, A. B.: A new species of *Pristoceuthophilus* from Oregon, and remarks on certain special glands of Orthoptera (Gryllacrididae; Rhaphidophorinae). J. Wash. Acad. Sci. **37**, 430—435 (1947).
Haan, B. de: Die tierischen Instinkte und ihr Umbau durch Erfahrung. Leiden: Brill 1940.
Hancock, J. L.: The habits of the striped meadow cricket (*Oecanthus fasciatus* Fitch.). Amer. Naturalist **39**, 1—11 (1905).
Hansen, V.: Biller, Bd. 19, in: Danmarks Fauna (Bd. 63). København: Gads Forlag 1957.

Harz, K.: Die Geradflügler Mitteleuropas. Jena: Gustav Fischer 1957.
— Ein Beitrag zur Biologie der Schaben. Abh. naturw. Ver. Würzburg H. 3, 1—32 (1960).
Haupt, H.: Insekten mit rätselhaften Verzierungen. Neue Brehm-Bücherei Nr 104. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft 1953.
Heeger, E.: Beiträge zur Naturgeschichte der Insekten. S.-B. Akad. Wiss. Wien **24**, 315—334 (1857).
Heikertinger, F.: Werden übelriechende und giftige Käfer von Insektenfressern gemieden? (Versuchsergebnisse.) Entom. Bl. (Krefeld) **31**, 81—94 (1935).
Heilbronn, A., u. F. Böhme: Liebesspiele der Tiere. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft (ohne Jahresz.).
Hellwig, H., u. W. Ludwig: Versuche zur Frage der Arterkennung bei Insekten. Z. Tierpsych. **8**, 456—462 (1951).
Henrici, H.: Die Hautdrüsen der Landwanzen (Geocorisae), ihre mikroskopische Anatomie, ihre Histologie und Entwicklung. 1. Die abdominalen Stinkdrüsen, die Drüsenpakete und die zerstreuten Hautdrüsen. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **65**, 141—228 (1938).
— Die Hautdrüsen der Landwanzen (Geocorisae), ihre mikroskopische Anatomie, ihre Histologie und Entwicklung. 2. Die thorakalen Stinkdrüsen. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **66**, 371—402 (1940).
Hering, M.: Entomologische Kleinigkeiten. Mitt. ent. Ges. **7**, 84 (1937).
Hoffbauer, C.: Beiträge zur Kenntnis des Insektenflügels. Z. wiss. Zool. **54**, 579—630 (1892).
Hohorst, W.: Die Begattungsbiologie der Grille *Oecanthus pellucens* Scopoli. Z. Morph. Ökol. Tiere **32**, 227—275 (1937).
Horion, A.: Nachtrag zur Fauna Germanica. Krefeld: Goecke 1935.
— Käferkunde für Naturfreunde. Frankfurt: Klostermann 1949.
— Verzeichnis der Käfer Mitteleuropas. Stuttgart: Kernen 1951.
— Faunistik der mitteleuropäischen Käfer, Bd. 3: Malacodermata, Stenoxia. München: Frey 1953.
Hundertmark, A.: Die Entwicklung des Flügels des Mehlkäfers *Tenebrio molitor*, mit besonderer Berücksichtigung der Häutungsvorgänge. Z. Morph. Ökol. Tiere **30**, 506—543 (1936).
Jacobs, W.: Das Duftorgan von *Apis mellifica* und ähnliche Hautdrüsenorgane sozialer und solitärer Apiden. Z. Morph. Ökol. Tiere **3**, 1—80 (1924).
— Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. Beiheft 1 zur Z. Tierpsych. (1953).
Kaiser, E., u. H. Michl: Die Biochemie der tierischen Gifte. Wien: Deuticke 1958.
Karny, H. H.: Een en ander over kakkerlaken (Blattoidea). Trop. Nat. **12**, 185—192 (1925).
— Orthoptera, Fam. Gryllacrididae. Genera insectorum, fasc. 206. (1937).
Karlson, P.: Pheromones. Ergebn. Biol. **22**, 212—225 (1959).
—, and A. Butenandt: Pheromone (Ectohormones) in insects. Ann. Rev. Ent. **4**, 39—58 (1959).
—, und M. Lüscher: Pheromone. Ein Nomenklaturvorschlag für eine Wirkstoffklasse. Naturwissenschaften **46**, 63—64 (1959).
Kèler, St. v.: Entomologisches Wörterbuch. Berlin: Akademieverlag 1955.
Kiesenwetter, H. v.: Coleoptera. In W. Erichson, Naturgeschichte der Insecten Deutschlands. Berlin: Nicolaische Verlagsbuchhandlung 1863.
Kittel: Systematisches Verzeichnis der Käfer, die in Bayern und der nächsten Umgebung vorkommen. Corresp.-Bl. zool.-mineral. Ver. Regensburg **34**, 46—48, 64—66 (1880).
Klemensiewicz, S.: Zur näheren Kenntnis der Hautdrüsen bei den Raupen und bei *Malachius*. Verh. zool. bot. Ges. Wien **32**, 459—474 (1882).

KOLLER, G.: Der Stand der Hormonforschung. Bonn: Universitätsverlag 1948.
KONCEK, S. K.: Zur Histologie der Rückendrüse unserer einheimischen Blattiden. Z. wiss. Zool. **112**, 311—322 (1924).
KORSCHEFSKY, R.: Beobachtungen an *Meloe violaceus* L. und *Notoxus monoceros* L. Arb. physiol. angew. Ent. **4**, 157—158 (1937).
KORSCHELT, E.: Bearbeitung einheimischer Tiere. Der Gelbrand *Dytiscus marginalis* L., Bd. 1. Leipzig: Wilhelm Engelmann 1923.
KRAUSS, H.: Die Duftdrüse der *Aphlebia bivittata* BRULLE (Blattidae) von Teneriffa. Zool. Anz. **13**, 584—587 (1890).
— Cantharidae. In E. REITTER, Bestimmungstabellen europäischer Coleopteren, Nr. 49 (1902).
KREMER, J.: Beiträge zur Histologie der Coleopteren mit besonderer Berücksichtigung des Flügeldeckengewebes und der auftretenden Farbstoffe. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **40**, 105—154 (1918).
— Die Flügeldecken der Coleopteren. Eine kritische Studie. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **41**, 175—272 (1919).
KRESS, I.: Die Käfer des Steigerwaldes in Franken. 3. Ber. der Nat. Ges. Bamberg, S. 49—68. 1856.
KUHNT, P.: Illustrierte Bestimmungstabellen der Käfer Deutschlands. Stuttgart: Schweizerbart 1913.
LABOULBÈNE, A.: Notes sur les caroncules thoracique du *Malachius*. Ann. Soc. Ent. France (3) 6 (1858).
LATREILLE, P. A.: Les Crustaces, les Arachnides et les Insectes. In G. L. CUVIER, Le Regne animal., S. 473. Paris: Deterville 1899.
LEDERER, G.: Verhaltensweisen der Imagines und der Entwicklungsstadien von *Limenitis camilla camilla* L. (Lep. Nymphalidae). Z. Tierpsych. **17**, 521—546 (1960).
LEMBKE, A.: Ergebnisse der theoretischen und angewandten Mikrobiologie. Bd. 1: H. DELITSCH, Systematik der Schimmelpilze. Neudamm: Neumann 1943.
LENGERKEN, H. v.: Coleoptera. Käfer. In P. SCHULZE, Biologie der Tiere Deutschlands, Teil 40, S. 1—346 (1925—1927).
— Lebenserscheinungen der Käfer. Leipzig: Quelle & Meyer 1928.
LERGENMÜLLER, E.: Ökologische Untersuchungen am Getreideplattkäfer *Oryzaephilus surinamensis* L. Z. angew. Zool. **45**, 31—97 (1958).
LEYDIG, F.: Zur Anatomie der Insekten. Arch. Anat. Physiol. **1859**, 38—89.
— Horae Zoologicae. Jena: Gustav Fischer 1902.
LIEGEL, H.: Über den Ausstülpungsapparat von *Malachius* und verwandten Formen. Diss. Göttingen 1874.
LOHER, W.: Die Beschleunigung der Reife durch ein Pheromon des Männchens der Wüstenheuschrecke und die Funktion der Corpora allata. Naturwissenschaften **48**, 657—661 (1961).
LOHSE, A.: *Ebaeus pedicularis* F. Entom. Bl. (Krefeld), Kleine Mitt. Nr 1517 (1955).
LORENZ, K.: Über die Bildung des Instinktbegriffes. Naturwissenschaften **25**, 289—300, 307—318, 324—331 (1937).
MAGNUS, D.: Beobachtungen zur Balz und Eiablage des Kaisermantels *Argynnis paphia* L. (Lep., Nymphalidae). Z. Tierpsych. **7**, 435—449 (1950).
MATTHES, D.: Das Paarungsverhalten (Paarungsspiel und Kopulation) des Malachiiden *Troglops albicans* L. Zool. Anz. **163**, 153—160 (1959).
— Sozialsekrete und ihre Rolle im sexualbiologischen Geschehen der Insekten. Naturw. Rdsch. **13**, 299—301 (1960).
— Die Bolex H 16 Reflex im Dienste der Insektenforschung. Bolex Reporter, S. 22. 1961.

Maulik, S.: On a structure in the antennae of Beetles of the Chrysomelid Genus *Agetocera*. Proc. zool. Soc. Lond. **1932**, 943—956 (1932).
Mayr, E.: The role of the antennae in the mating behaviour of female *Drosophila*. Evolution **4**, 149—154 (1950).
McAtee, W. L.: Note on use of antennae in *Collops vittatus*. Entom. News Philadelphia **27**, 182 (1916).
McIndoo, N. E.: The olfactory sense of the honey bee. J. exp. Zool. **16**, 265—346 (1914).
— The olfactory sense of Coleoptera. Biol. Bur. Mar. Biol. Lab. Woods Hole **28**, 407—460 (1915).
— Recognition among insects. Smith. Misc. Coll. **68** (2), 1—78 (1917).
— Tropisms and sense organs of Coleoptera. Smith. Misc. Coll. **82**, 1—70 (1931).
Meisenheimer, J.: Geschlecht und Geschlechter. I. Die natürlichen Beziehungen. Jena: Gustav Fischer 1921.
Meixner, J.: Coleoptera. In W. Kükenthal, Handbuch der Zoologie, Bd. 4 (2. H., Teil 1). Berlin: W. de Gruyter & Co. 1934/35.
Mou, C. Y.: Morphologische und histologische Studien über Paussidendrüsen. Zool. J., Abt. Anat. u. Ontog. **64**, 287—346 (1938).
Müller-Using, D.: Über Gebrauch und Mißbrauch der Weidmannssprache in der deutschen Terminologie der Verhaltensforschung. Säugertierkundl. Mitt. **7**, 24—28 (1959).
Nedel, O. J.: Morphologie und Physiologie der Mandibeldrüse einiger Bienen-Arten (Apidae). Z. Morph. Ökol. Tiere **49**, 139—183 (1960).
Neubecker, I.: Beitrag zur Biologie von *Blaberus craniifer* Burm. (Orthoptera, Blattidae) und vergleichende Untersuchungen zum Wirkungsmechanismus der chlorierten Kohlenwasserstoffe Chlordan und Heptachlor, Teil 1. Z. angew. Entomol. **47**, 302—333 (1960/61).
Novák, V.: Insektenhormone. Prag: Verlag Tschechosl. Akad. Wiss. 1959.
Nutting, W. L.: Observations on the reproduction of the giant Cockroach, *Blaberus craniifera* Burm. Psyche (Stuttgart) **60**, 6—14 (1953).
Oehme, B.: Neue Drüsen bei Malachiidae (Col.). Entom. Bl. (Krefeld) **47**, 16—22 (1951).
Oettinger, R.: Über die Drüsentaschen am Abdomen von *Periplaneta orientalis* und *Phyllodromia germanica*. Zool. Anz. **30**, 338—349 (1906).
Portevin, G.: Histoire naturelle des Coleopteres de France, Tome 2. Paris: Lechevalier 1931.
Pradhan, S.: Glands in the head capsule on Coccinellid beetles, with a discussion on some aspects of gnathal glands. J. Morph. **64**, 47—66 (1939).
Ramme, W.: Vorarbeiten zu einer Monographie des Blattidengenus *Ectobius*. Arch. Naturgesch. A 7, 89 (1923).
— Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südost-Europa und Vorderasien. Mitt. zool. Mus. Berlin **27**, 1—431 (1951).
Rapp, O.: Die Käfer Thüringens unter besonderer Berücksichtigung der faunistisch-ökologischen Geographie,, Bd. 1. Erfurt: Selbstverlag 1933.
Rehn, J.: African and Malagasy Blattidae (Orthoptera), Part 1. Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia **83**, 305—387 (1932).
Reitter, E.: Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches, Bd. 3. Stuttgart: Lutz 1911.
Renner, M.: Analyse der Kopulationsbereitschaft des Weibchens der Feldheuschrecke *Euthystira brachyptera* Ocsk. in ihrer Abhängigkeit vom Zustand des Geschlechtsapparates. Z. Tierpsych. **9**, 122—154 (1952).
Reuter, O. M.: Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte. Berlin: Friedländer & Sohn 1913.

Richards, A. G.: The integument of arthropods. Minneapolis: Univ. of Minnesota Press 1951.

Richards, O. W.: Sexual selection and allied problems in the insects. Biol. Rev. **2**, 298—360 (1927).

Roth, L. M.: The tergal gland of the male cockroach, *Supella supellectilium*. J. Morph. **91**, 469 —477 (1952).

—, and E. R. Willis: A study of cockroach behavior. Amer. Midl. Natural. **47**, 66—129 (1952).

— The reproduction of cockroaches. Smith. Misc. Coll. **122**, 1—49 (1954).

— Observations on the biology of *Ectobius pallidus* (Olivier) (Blattaria, Blattidae). Trans. Amer. ent. Soc. **83**, 31—37 (1957).

Ruppertsberger, M.: Biologie der Käfer Europas. Eine Übersicht der biologischen Literatur, gegeben in einem alphabetischen Personen- und systematischen Sachregister nebst einem Larven-Cataloge. Linz 1880.

Schaller, F.: Deskriptive und analytische Instinktforschung bei Spinnentieren und Insekten. Forsch. Fortschr. **30**, 225—231 (1956).

Schaufuss, C.: Calwer's Käferbuch, Bd. 1. Stuttgart: Schweizerbart 1916.

Scherf, H.: Zum Bau der Käferflügeldecken. Mikrokosmos **44**, 254—258 (1955).

Schilsky, I.: Systematisches Verzeichnis der Käfer Deutschlands und Deutsch-Österreichs. Stuttgart: Strecker u. Schröder 1909.

Schmidt, H.: Beiträge zur Kenntnis des Weichkäfers *Malachius bipustulatus* Fab. Diss. Bonn, 1941, S. 1—80.

— Biologische und morphologische Untersuchungen an Malachiiden (Col. Malacodermata). Entom. Bl. (Krefeld) **41—44**, 167—177 (1949).

Schneider, D., u. K.-E. Kaissling: Der Bau der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. 1. Architektur und Bewegungsapparat der Antennen sowie Struktur der Cuticula. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **75**, 287—310 (1956).

— Der Bau der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. 2. Sensillen, cuticulare Bildungen und innerer Bau. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **76**, 223—250 (1957).

Schneider, W.: Über den Erschütterungssinn von Käfern und Fliegen. Z. vergl. Physiol. **32**, 287—302 (1950).

Schwoerbel, W.: Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie einiger einheimischer Wanzen. Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **84**, 329—354 (1956).

Seidlitz, G. v.: Über Duftorgane bei Käfern. Verh. Ges. Dtsch. Naturf. u. Ärzte. 71. Verslg. Naturw. Abt. 1900, S. 242.

Seliskar, A.: Die männlichen Duftorgane der Höhlenschrecke *Troglophilus*. Zool. Anz. **57**, 253—268 (1923).

Sikora, H.: Zur Bedeutung der Rückendrüse des Männchens bei der Küchenschabe *(Phyllodromia germanica)*. Z. angew. Entomol. **4**, 374—375 (1918).

Singer, K.: Die Käfer (Coleoptera). Beiträge zur Fauna des unteren Maingebietes von Hanau bis Würzburg mit Einschluß des Spessarts. Mitt. naturw. Mus. Stadt Aschaffenburg, H. 7, N.F. 1—272 (1955).

Slifer, E. H., J. J. Prestage and M. W. Beams: The chemorezeptors and other sense organs on the antennal flagellum of the grashopper (Orthoptera; Acrididae). J. Morph. **104**, 145—191 (1959).

Snodgrass, R. E.: The morphology of insect sense organs and the sensory nervous system. Smith. Misc. Coll. **77**, 1—80 (1926).

— Morphology and evolution of the insect head and its appendages. Smith. Misc. Coll. **81**, 1—158 (1928).

— Insects their ways and means of living. Smith. Sci. Ser., **5** (1930).

— Principles of insect morphology. New York and London: McGraw-Hill 1935.

Sprung, F.: Die Flügeldecken der Carabiden. Z. Morph. Ökol. Tiere **24**, 345—490 (1932).
Stammer, H. J.: "Trends" in der Phylogenie der Tiere; Ektogenese und Autogenese. Zool. Anz. **162**, 187—208 (1959).
Stride, G. O.: Further studies on the courtship behaviour of African mimetic butterflies. Anim. Behav. **6**, 224—230 (1958).
Taschenberg: (Ohne Titel. — Betrifft Ernährung von *Malachius aeneus*.) Z. ges. Naturw. **30**, 549 (1867).
Tinbergen, N.: Die Übersprungbewegung. Z. Tierpsych. **4**, 1—40 (1940).
— Tiere untereinander. Berlin u. Hamburg: Parey 1955.
— Instinktlehre, 2. Aufl. Berlin u. Hamburg: Parey 1956.
— Einige Gedanken über „Beschwichtigungsgebärden". Z. Tierpsych. **16**, 651—665 (1959).
— B. J. D. Meeuse, L. K. Boerema u. W. W. Varossieau: Die Balz des Samtfalters, *Eumenis* (= *Satyrus*) *semele* (L.). Z. Tierpsych. **5**, 182—226 (1942).
Tullgren, A.: Skadedjur i Sverige, 1912—1916. — Meddelande Nr 152 fr. Centralanstalten för försöksväsendit pa jordbruksomradet Entomologiska aodelningen Nr 27, Stockholm. (Malachius aeneus S. 47.) 1917.
Urban, C.: Zur Lebensgeschichte des *Anthocomus rufus* Hbst. Ent. Mitt. Berlin **1**, 331—337 (1912).
— Zur Naturgeschichte des *Malachius bipustulatus*. Ent. Mitt. Berlin **3**, 4—10 (1914).
Verhoeff, C.: Vergleichende Morphologie des Abdomens der männlichen und weiblichen Lampyriden, Canthariden und Malachiiden, untersucht auf Grund der Abdominalsegmente, Copulationsorgane, Legeapparate und Dorsaldrüsen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Phylogenie der Coleopteren. Arch. Naturgesch. 60. Jg. **1**, 129—210 (1894).
Vogel, G.: Zur Analyse instinktiven „Erkennens" bei Insekten. Forsch. u. Fortschr. **32**, 72—77 (1958).
Way, M. J.: The structure and development of the larval cuticle of *Diataraxia oleracea* (Lepidoptera). Quart. J. micr. Sci. **91**, 145—182 (1950).
Weber, H.: Lehrbuch der Entomologie. Jena: Gustav Fischer 1933.
— Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Arthropoden. Fortschr. Zool. **3**, 55—92 (1938).
— Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Articulaten. Fortschr. Zool., N.F. **9**, 18—231 (1952).
— Grundriß der Insektenkunde. Jena: Gustav Fischer 1954.
Weidmann, U.: Über den systematischen Wert von Balzhandlungen bei *Drosophila*. Rev. suisse Zool. **58**, 502—511 (1951).
Wigglesworth, V. B.: Physiologie der Insekten. Basel u. Stuttgart: Birkhäuser 1955.
Wille, J.: Biologie und Bekämpfung der deutschen Schabe *(Phyllodromia germanica)*. Z. angew. Entomol., Beiheft 1 zu Bd. **7** (1920).
Wittmer, W.: Zur Kenntnis der Malacodermata Aegyptens. Bull Soc. roy. Entom. Egypte **1936**, 152—154.
— Ergänzungen zum Katalog der Malachiidae von J. Greiner (Pars 159 des Coleopterorum Catalogus). Mitt. Münch. ent. Ges. **31**, 1122—1127 (1941).
— Tenth contribution towards the knowledge of Indo-Malayan Malacoderms (Col.). Treubia, Buitenzorg **20**, 309—310 (1949).
— Zehnter Beitrag zur Kenntnis der neotropischen Malacodermata (Col.) . Rev. Entomol. **21**, 677—688 (1950a).
— Neue Malacodermata aus der Sammlung des Museo civico di storia naturale, Genova. Doriana **1**, 1—11 (1950b).

Wittmer, W.: New Coleoptera-Malachiidae from Africa. Ann. Transv. Mus., Pretoria **22**, 67—72 (1952a).
— Remarks on some Australian *Laius* Guer (Col.: Malachiidae). Proc. Linn. Soc. N.S. Wales **76**, 187—189 (1952b).
— 5. Beitrag zur Kenntnis der Malacodermata Afrikas. Proc. roy. ent. Soc. (Lond.) B **22**, 85—94 (1953a).
— 12. Beitrag zur Kenntnis der Indomalyischen Malacodermata. Ann. Mag. nat. Hist. (12) **6**, 209—222 (1953b).
— 7. Beitrag zur Kenntnis der Malacodermata Afrikas. Mitt. schweiz. ent. Ges. **26**, 281—286 (1953c).
— Malachiidae (Col.) aus Shansi. Mushi, Fukuoka **25**, 71—73 (1953d).
— Zur Kenntnis der Cantharidae und Malachiidae der Insel Formosa. Rev. suisse Zool. **61**, 271—282 (1954a).
— Entomological expedition to Abyssinia, 1926/27. Coleoptera: Malachiidae and Dasytidae. Ann. Mag. nat. Hist. (12) **7**, 133—137 (1954b).
— Zur Kenntnis der Malachiidae (Col.) Australiens. Ann. Mag. nat. Hist. (12) **7**, 305—310 (1954c).
— Beitrag zur Kenntnis der Indomalayischen Malacodermata (Colecoptera). 13. Philipp. J. Sci. **83**, 75—81 (1954d).
— Die Französisch-Guniea-Ausbeute des Dr. Jan Bechyne. Entom. Arb. Mus. Frey **5**, 568—580 (1954e).
— 20. Beitrag zur Kenntnis der palaearktischen Malacodermata (Col.). Mitt. schweiz. ent. Ges. **27**, 109—114 (1954f).
— Neue Malacodermata (Coleoptera) aus Neu-Guinea und Neu-Pommern in der Sammlung des Ungarischen Naturwissenschaftl. Museums, Budapest. Ann. Hist. nat. Mus. Nat. Hung., N.s. **6**, 213—224 (1955a).
— 21. Beitrag zur Kenntnis der palaearktischen Malacodermata (Coleoptera). Mushi, Fukuoka **29**, 39—45 (1955b).
— Ergebnisse der Neu-Guinea-Expedition 1936—1939. Nova Guinea, N.s. **6**, 57—86 (1955c).
— 8. Beitrag zur Kenntnis der Malacodermata (Col.) Afrikas. Ann. South Afr. Mus. **41**, 359—366 (1955d).
— Un neuveau Malachiidae de Madagascar (Coleoptere). Naturaliste Malgache **7**, 151—152 (1955e).
— 11. Beitrag zur Kenntnis der Malacodermata Afrikas (Col.). Entom. Arb. Mus. Frey **7**, 1071—1088 (1956a).
— Afghanistan-Ausbeute von Herrn J. Klapperich, 1952/53. Rev. suisse Zool. **63**, 115—161 (1956b).
— Neue Malacodermata aus der Sammlung der California Academy of Sciences. Mitt. schweiz. ent. Ges. **29**, 303—313 (1956c).
— Eine neue Gattung aus der Familie Malachiidae (Col.) aus Australien. Ann. Mag. nat. Hist. (12) **10**, 351—352 (1957a).
— 18. Beitrag zur Kenntnis der Indo-Malayischen Malacodermata (Col.) (Teil 2). Ann. Mag. nat. Hist. (12) **10**, 567—578 (1957b).
— 20. Beitrag zur Kenntnis der Indo-Malayischen Malacodermata (Col.). Mitt. schweiz. ent. Ges. **30**, 25—47 (1957c).
— 23. Beitrag zur Kenntnis der palaearktischen Malacodermata (Col.). Entom. Arb. Mus. Frey **9**, 114—130 (1958a).
— Coleoptera: Lampyridae, Cantharidae, Malachiidae, Prinoceridae. In: Insects of Micronesia, Bd. 16, S. 67—83. 1958b.

Priv.-Doz. Dr. Dieter Matthes, 852 Erlangen,
Zoologisches Institut, Universitätsstr. 19

LEBENSLAUF

Ich wurde am 21. 8. 1919 in Auerbach im Vogtland als Sohn des Studienrates Oskar Matthes und seiner Ehefrau Gertrud, geb. Berndt geboren. In Oschatz in Sachsen besuchte ich 4 Klassen der Bürgerschule, anschließend die dortige Deutsche Oberschule bis zum Abitur am 18. 3. 1938. Vom Wintersemester 1938 an studierte ich an der Universität Leipzig die Fächer Zoologie, Botanik und Chemie. Am 1. 10. 1940 erfolgte meine Einberufung zur Luftnachrichtentruppe, die mir vom November 1943 bis September 1944 einen Studienurlaub an der Universität Innsbruck gewährte. Mit dem Wintersemester 1946/47 konnte ich mein Studium an der Universität Erlangen fortsetzen. Auf Grund einer von Prof. Dr. H. J. Stammer gestellten Dissertation über die Kiemenfauna unserer Landasseln und der mündlichen Prüfung wurde ich am 15. 12. 1948 zum Dr. phil. nat. promoviert. Am 1. 4. 1949 mit der Verwaltung einer Assistentenstelle betraut, ernannte man mich am 4. 1. 1952 zum planmäßigen wissenschaftlichen Assistenten am Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg.